А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 62

8

АВГУСТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД 1977

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 62 (1977) № 8

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия д. 1. Телефон 218-36-12
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. А. Александрова* и *Ж. Д. Андронова*

Сдано в набор 5/V 1977 г. Подписано к печати 1/VIII 1977 г. Формат бумаги 70×108 1/16.
Печ. л. 9 1/2+вкл (1/8 печ. л.)=13.48 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.6[illegible]. Тип. зак. 366. М-26425.
Тираж 2597.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 581.524 : 519.25 : 581.9 : 528.932 (571.651)

А. В. Галанин

АНАЛИЗ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ ПО ТИПАМ МЕСТООБИТАНИЙ (НА ПРИМЕРЕ РАЙОНА РАВНИННО-ГОРНОГО ЛАНДШАФТА СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. РАУ-ЧУА ЗАПАДНОЙ ЧУКОТКИ)

A. V. GALANIN. ANALYSIS OF PLANT DISTRIBUTION WITHIN A PLAINY MOUNTAINOUS LANDSCAPE (ACCORDING TO THE OBSERVATIONS IN THE MIDDLE REACHES OF THE RAU-CHUA RIVER, WESTERN CHUKOTKA)

При ботанико-географическом исследовании района среднего течения р. Рау-Чуа летом 1971 г. было составлено 600 геоботанических описаний, которыми практически исчерпано все разнообразие типов местообитаний, характерных для этого района. Всего выделено 59 типов местообитаний, в среднем на каждый тип приходится по 7—15 описаний. Для каждого типа составлен флористический список константных видов. Совокупность всех списков проанализирована с целью установления флористического сходства по Жаккару. Результаты этого анализа представлены в виде графа, отражающего флористическую структуру ландшафта.

Район среднего течения р. Рау-Чуа расположен в 60—70 км к юго-западу от южной оконечности Чаунской губы, он характеризуется средне-расчлененным горным (сопочным) рельефом. Отдельные горные массивы (г. Эльвеней) превышают 1300 м и несут альпийские черты. Большинство сопок высотой 600—1100 м имеют плоские щебнистые вершины и сильно террасированные склоны. Площадь некоторых нагорных террас исчисляется десятками гектаров, и на отдельных вогнутых участках наблюдается заболачивание. Большинство сопок связано седловинами в крупные массивы и цепи, которые перемежаются весьма широкими горными распадками, по дну последних текут ручьи и речки, большей частью пересыхающие во второй половине лета. Склоны сопок довольно резко переходят в обширные суглинистые шлейфы. В местах перехода склон—шлейф имеются выровненные участки (подсклоновые террасы), которые, несмотря на хороший дренаж, интенсивно увлажняются благодаря подтоку грунтовых вод со склона сопки и имеют своеобразную растительность. На шлейфах выражены щебнистые гряды шириной от 2 до 10 и высотой до 0.6 м, ориентированные вниз по склону, а в некоторых местах, обычно в средней и нижней части, встречаются широкие (до 20—30 м) корытообразные ложбины стока. На склонах сопок и нагорных террасах им соответствуют каменистые полосы временных водотоков. Отдельные, наиболее высокие вершины имеют останцы, возле которых наблюдается большое количество грубообломочного материала (каменные глыбы). Довольно часто на крутых склонах встречаются щебнистые осыпи и каменистые россыпи. В целом преобладают кислые осадочные и магматические породы (гранитоиды, песчаники и сланцы), породы основного состава отсутствуют.

Типичные равнинные элементы встречаются редко, преимущественно вдоль р. Рау-Чуа и ее крупных притоков, и являются древними речными террасами. Долины рек широкие (до 15—20 км). Собственно поймы

довольно плавно переходят в надпойменные террасы с многочисленными озерами и болотами. Русло рек расчленено на множество рукавов и временных проток с сырыми заиленными берегами.

Климат района континентальный арктический с продолжительной морозной зимой (снеговой покров устанавливается в октябре и лежит до июня). Средняя температура января —35, июля +10°. За год выпадает около 200 мм осадков, причем бóльшая часть их приходится на осень, так что в конце лета даже в кочкарных тундрах наблюдается иссушение почвы. Снеговой покров незначительный, сильными ветрами снег интенсивно перераспределяется, и огромные пространства вершин, выпуклых склонов и наружных частей нагорных террас практически лишены снежного укрытия. Скапливается снег в ложбинах, поймах рек и ручьев, в местах склоновых перегибов, узких распадках. Однако благодаря теплой солнечной погоде в мае и июне к концу июня все снежники стаивают и эффект нивальности проявляется не очень сильно по сравнению с Восточной Чукоткой (Галанин, 1973, 1974).

Континентальность климата и сильное влияние Полярного бассейна приводят к резким различиям экологических условий на склонах разной экспозиции, которые отличаются не только растительностью, но и строением: северные склоны более крутые, сильнее изрезаны распадками, здесь скапливается больше мелкозема и дольше лежит снег.

Согласно Б. А. Юрцеву (1973), район среднего течения р. Рау-Чуа относится к Западночукотскому округу Континентально-Чукотской подпровинции Чукотской провинции Арктической флористической области. Г. В. Горбацкий (1967) относит его к зоне южных материковых тундр Притихоокеанского океанического сектора Арктики и к Чукотско-Аляскинской физико-географической области.

Флора района Рау-Чуа насчитывает 320 видов сосудистых растений, в том числе: арктических 11%, аркто-альпийских 40%, гипоарктических и гипоаркто-монтанных 27%, бореальных 22%. Состав долготных элементов следующий: циркумполярных и почти циркумполярных видов 41%, видов широко распространенных, но отсутствующих в Америке 14%, видов узко распространенных и отсутствующих в Америке 6%, видов широко распространенных, общих с Америкой (не считая циркумполярных) 28%, видов узко распространенных, общих с Америкой 11%. Эти цифры характеризуют флору как гипоарктическую (южнотундровую), горную, континентально-берингийского типа (видов, не идущих в Америку, только 20%). Наиболее многочисленными по числу видов семействами являются: злаковые 12%, сложноцветные 10%, осоковые 10%, гвоздичные 8%, ивовые 6%, камнеломковые 5%, розоцветные 5%, норичниковые 4%, вересковые 3.5%, ситниковые 3%, бобовые 2.5%. На все остальные семейства приходится всего треть видов.

Строение растительного покрова на топологическом уровне его организации (Исаченко, 1972) в значительной степени определяется расчленением ландшафта. В растительности любого района находят отражение и другие факторы, в частности климатические и исторические, однако их значение легче определить на фоне закономерностей эдафического и топографического порядков. Несмотря на важность познания структуры растительного покрова на топологическом уровне, лишь немногие работы непосредственно посвящены этому вопросу (Раменский, 1925; Толмачев, 1959; Marr, 1961; Юрцев, 1968; Лукичева, Сабуров, 1969; Лукичева, 1972; Сабуров, 1972; Исаченко, 1972; Галанин, 1973, 1974). При этом в большинстве работ основное внимание уделено флоре и растительности, особенности же строения внешней среды привлекаются исключительно для объяснения ботанических явлений. Однако всякое местообитание в ландшафте характеризуется множеством прямо и косвенно действующих факторов, часто коррелирующих друг с другом и создающих в пределах конкретного участка более или менее устойчивую систему экологических режимов. Есть основание предполагать, что растительность, в том числе и флористический состав сообществ, отражают интегральное, совокупное

влияние разных экологических факторов местообитания (Раменский, 1925). Следовательно, сходство растительности разных участков отражает сходство экологических условий этих участков и флористическая структура ландшафта в известной степени будет соответствовать его экологической структуре в понимании В. Б. Сочавы.

Данная работа является частью многолетних флористических и ботанико-географических исследований лаборатории Крайнего Севера Ботанического института АН СССР на Чукотке (Юрцев, 1973). Растительный покров исследовался нами с целью выявления флоры и характера распределения видов по типам местообитаний. Для этого на пяти ключевых участках, представляющих отдельные крупные элементы ландшафта (пойма р. Рау-Чуа, пойма крупного притока р. Рау-Чуа, элемент равнины, горный массив, крупный горный распадок), по регулярной сетке с расстоянием в 300 м было составлено 400 геоботанических описаний. На основе визуальных наблюдений выделено 59 типов местообитаний. Каждый тип отличается определенным положением в рельефе и специфической растительностью. Для характеристики редких типов, выраженных на незначительной площади, составлено дополнительно 200 описаний. На основе геоботанических описаний каждый тип местообитаний характеризуется набором константных видов (константность не ниже 20%) и растительностью. Между всеми возможными парами типов местообитаний рассчитывалось флористическое сходство (учитывалось только присутствие или отсутствие видов). Расчеты произведены с помощью коэффициента Жаккара по формуле

$$R = \frac{c}{a + b - c},$$

где c — число общих видов для двух типов местообитаний, a — число видов первого типа местообитаний, b — число видов второго типа местообитаний; $(a+b-c)$ — общее видовое разнообразие сравниваемых типов местообитаний. Организация матрицы проведена графически и результаты оформлены в виде графа (см. рис. 1), на котором кружками обозначены соответствующие типы местообитаний, толщина же линий, соединяющих типы, пропорциональна величине флористического сходства. Наиболее сходные типы по возможности расположены ближе друг к другу. Ниже приводится описание типов местообитания. Нумерация их соответствует нумерации на рисунках.

ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛАНДШАФТА

I. Класс пойменных местообитаний

«Ядро» класса образуют галечники р. Рау-Чуа *14* и *15*. К ним тесно приближаются ($R > 50\%$): *17* — сухие участки в пойме р. Рау-Чуа, *21* — галечники надпойменной террасы р. Рау-Чуа, *9* — пойменные галечники небольших рек (притоки р. Рау-Чуа), *16* — заиленные берега проток р. Рау-Чуа. К этому классу местообитаний примыкают ($R < 50\%$): *20* — сухие участки надпойменной террасы р. Рау-Чуа и *23* — сухие участки старых заиленных галечников в пойме р. Рау-Чуа. *7* — илистые берега стариц небольших речек сходные с *23*, а *11* — небольшие сухие участки пойменных террас небольших речек — сходны с *16* и *9*.

II. Класс местообитаний равнин и нагорных террас северных склонов сопок

Этот класс имеет сложную структуру и состоит из двух подклассов: *IIа* — сырые местообитания равнины и *IIб* — сухие местообитания равнин и нагорных террас. В подклассе *IIа* имеются два «ядра»: сырые участки в нижней части шлейфов и равнинных увалов (*35* — вогнутые участки в нижней части шлейфов, *26* — вогнутые участки в нижней части равнинных увалов, *25* — средние и нижние части равнинных увалов) и сырые

участки с интенсивным минеральным подтоком (*29* — сырые участки в верхней части шлейфов, *34* — ровные участки в нижней части шлейфов, *31* — межгрядовые понижения в средней части шлейфов). К первому ядру близки *5* — сырые участки надпойменных террас небольших речек, *3* — бровки коренного берега речек и ручьев, *1* — поймы ручьев в среднем и верхнем течении, *19* — болота надпойменной террасы р. Рау-Чуа, *6* — болота надпойменных террас небольших речек. Через *1* к первому «ядру» очень слабо приближаются *22* — заболоченные участки в пойме р. Рау-Чуа, *18* — заболоченные берега озер надпоймы р. Рау-Чуа, *13* — старичные озера, берега и прибрежные части. Ко второму «ядру» тесно приближаются *32* — широкие ложбины стока в средней части шлейфов, *28* — межгрядовые понижения в верхней части шлейфов, *2* — береговые склоны ручьев в верхнем течении. К *2* слабо приближаются *12* — заиленные галечники в поймах небольших речек, *10* — пойменные террасы небольших речек, *8* — галечники надпойменных террас небольших речек.

Во втором подклассе (*IIб*) имеется три «ядра»: два из них представлены местообитаниями сухих и равнинных увалов (*37* — каменистые участки в верхней части шлейфов, *24* — сухие гряды на равнинных увалах — первое «ядро»; *30* — сухие гряды в средней части шлейфов, *27* — сухие гряды в верхней части шлейфов, *33* — сухие гряды в нижней части шлейфов, *50* — сухие щебнистые участки на террасах южных склонов сопок — второе «ядро»). Третье «ядро» второго подкласса составляют *56* — сухие щебнистые террасы в средней части северных склонов и *55* — нижние пологие части северных щебнистых склонов сопок. Ко второму «ядру» этого подкласса примыкают *36* — уступы на шлейфах и *54* — первые надпойменные террасы небольших речек. Высокогорные террасы на высоте более 800 метров (*52*) близки третьему «ядру». Промежуточное положение между «ядрами» занимают *4* — сырые щебнистые участки нагорных террас северных склонов и *48* — постоянные водотоки в нижней части пологих южных склонов. Последний тип занимает явно особое место и рассматривается в этом классе условно.

III. Класс местообитаний вершин, сухих щебнистых склонов сопок и сухих нагорных террас на южных склонах

Здесь выделяются четыре «ядра»: первое — сухие участки нагорных террас в нижней части южных склонов (*47* — каменистые террасы в нижней части южных склонов, *43* — сухие участки склоновых террас в нижней части южных склонов); второе — сухие пологие щебнистые склоны сопок (*40* — пологие южные щебнистые склоны сопок в нижней части, *53* — некрутые склоны сопок северной экспозиции); третье — вершины и верхние привершинные части щебнистых склонов сопок (*57* — привершинные части северных склонов, *51* — привершинные части южных склонов, *45* — южные щебнистые склоны в верхней части); четвертое — щебнистые склоны южных экспозиций в нижней части (38 — щебнистые участки в нижней части южных склонов, *39* — особенно сухие и теплые участки на склонах южной экспозиции с элементами остепнения). К четвертому ядру примыкают *44* — каменистые россыпи в нижней части южных склонов, *59* — плоские щебнистые вершины сопок и отчасти *41* — реликтовые остепненные лужайки среди сухих кустарничковых тундр и *49* — сусликовины, щебнистые бугры на южных склонах сопок в местах поселения суслика длиннохвостого. Промежуточное положение между третьим и четвертым ядрами занимает *42* — каменистые временные водотоки в нижней части южных склонов сопок. Промежуточное положение между первым и третьим классами занимают *46* — каменистые временные водотоки в верхней части южных щебнистых склонов сопок.

Выявленная структура, на наш взгляд, позволяет оценить сходство—различие экологических режимов разных типов местообитаний на разных элементах ландшафта. Анализ распределения флористического сход-

ства по совокупности выделенных нами 59 типов местообитаний[1] показал, что принятое первоначально деление ландшафта на типы для флористических целей слишком дробное и выделенные «ядра» местообитаний следует рассматривать как типы. Таким образом, по нашим данным, количество укрупненных типов местообитаний, необходимое для охвата разнообразия условий равнинно-горного ландшафта Континентальной Чукотки, должно составлять 30—40. Ниже предлагается перечень таких укрупненных типов. В скобках указаны номера первоначально выделенных типов местообитаний, которыми они обозначены на рисунках.

Класс I

(*14*, *15*) 1. Галечники пойм крупных рек с редкотравной луговой растительностью.

(*9*) 2. Пойменные галечники небольших речек с редкотравными флористически обедненными лугами.

(*17*) 3. Сухие участки в поймах крупных рек, занятые ивняками.

(*21*) 4. Старые галечники первой надпойменной террасы крупных рек, на которых распространены пятнистые и куртинные разнотравно-кустарничковые луговины.[2]

(*23*) 5. Сухие песчаные наносы в поймах крупных рек, занятые вейниковыми лугами.

(*20*) 6. Сухие выпуклые участки обширных надпойменных террас крупных рек. Покров из низкорослых кустарничков (голубичные тундры).

(*16*) 7. Сырые участки в поймах крупных рек, заиленные берега временных проток и рукавов. Сырые ивняки.

(*11*) 8. Сухие участки в поймах небольших речек с ивняковой растительностью.

(*7*) 9. Заиленные берега стариц небольших речек. Разнотравно-осоково-пушицевые болотистые луговины.

Класс II (подкласс IIa)

(*25*, *26*, *35*) 10. Сырые участки (ложбины между грядами) в нижней части шлейфов склонов сопок и равнинных увалов. Кочкарные осоково-пушицево-кустарничково-моховые тундры.

(*5*) 11. Сырые заболоченные участки надпойменных террас небольших речек, не затопляемые паводками. Кустарничково-осоково-пушицево-моховые кочкарные тундры.

(*3*) 12. Бровки коренного берега небольших речек и ручьев. Хорошо дренируемые сухие торфяники. Заросли карликовой березки (ерники).

(*19*) 13. Вогнутые заболоченные участки первой надпойменной террасы крупных рек. Пушицево-осоково-кустарничково-моховые болота.

(*6*) 14. Надпойменные террасы небольших речек. Весной не затопляются. Сильно заболочены. Пушицево-осоково-моховые болота.

(*1*) 15. Сырые низкие поймы ручьев в среднем и верхнем течении. Осоково-пушицево-моховые сырые тундры с избыточным проточным увлажнением.

(*22*) 16. Заболоченные участки в поймах крупных рек. Разнотравно-осоково-моховые сообщества.

(*18*) 17. Заболоченные берега озер первых надпойменных террас рек. Разнотравно-осоково-моховые заболоченные луговины.

(*13*) 18. Заиленные берега старичных озер в поймах небольших речек. Прибрежно-водная растительность.

---

[1] В обработке использовано 58 типов местообитаний.

[2] В настоящей статье понятие «луговина» используется для обозначения растительных сообществ, в сложении которых значительное участие принимают травянистые растения мезофиты и мезогигрофиты.

(*29*, *31*, *34*) 19. Сырые участки в верхней части шлейфов склонов (подсклоновые террасы) и на конусах выноса с интенсивным минеральным подтоком. Сырые разнотравно-кустарничково-моховые евтрофные тундры.

(*28*) 20. Межгрядовые понижения в верхней части шлейфов склонов сопок. Разнотравно-кустарничково-моховые (с лишайниками) тундры довольно евтрофного состава.

(*32*) 21. Широкие корытообразные ложбины стока в средней части шлейфов склонов сопок. Осоково-пушицево-разнотравно-моховые тундры, перемежающиеся сырыми ивняками.

Класс II (подкласс IIб)

(*24*, *37*) 22. Сухие грядообразные повышения на склонах равнинных увалов. Пятнистые разнотравно-кустарничково-мохово-лишайниковые тундры.

(*27*, *30*, *33*, *50*) 23. Сухие щебнистые участки на шлейфах склонов сопок. Пятнистые разнотравно-кустарничково-лишайниковые тундры.

(*55*, *56*) 24. Щебнистые пологие склоны сопок северной экспозиции. Пятнистые разнотравно-кустарничково-лишайниковые щебнистые горные тундры.

(*4*) 25. Сырые щебнистые участки обширных нагорных террас северных склонов сопок. Разнотравно-кустарничково-мохово-лишайниковые тундры.

(*54*) 26. Первые надпойменные террасы небольших речек. Затопляются очень редко. Разнотравно-кустарничковые тундры.

(*52*) 27. Высокогорные террасы на высоте более 800 м над ур. м. Разнотравно-кустарничково-моховые и мохово-лишайниковые тундры.

(*36*) 28. Уступы на шлейфах (щебнисто-суглинистые участки). Сухие разнотравно-кустарничковые тундры.

(*48*) 29. Берега ручьев в нижней и средней частях некрутых склонов сопок южной экспозиции. Разнотравно-мохово-кустарничковые тундры.

Класс III

(*43*, *47*) 30. Сухие нагорные террасы в нижней и средней частях южных склонов сопок. Пятнистые разнотравно-кустарничково-мохово-лишайниковые тундры.

(*40*, *53*) 31. Некрутые склоны сопок северной и южной экспозиций. Пятнистые кустарничково-лишайниковые арктические тундры.

(*45*, *51*, *57*) 32. Привершинные части склонов сопок. Куртинные и фрагментарные разнотравно-лишайниковые тундры.

(*38*, *39*) 33. Слегка вогнутые участки в нижней части склонов сопок южной экспозиции. Остепненные тундры, разнотравно-кустарничково-лишайниковые.

(*44*) 34. Каменистые россыпи в нижней части южных склонов сопок. Растительность куртинная и фрагментарная.

(*42*) 35. Каменистые временные водотоки в нижней и средней частях южных склонов сопок. Куртинные разнотравно-кустарничково-лишайниковые тундры.

(*59*) 36. Плоские щебнистые вершины сопок. Куртинные разнотравно-лишайниковые тундры.

(*41*) 37. Участки среди остепненных тундр, зимой хорошо укрытые, богатые черноземом, с реликтовой растительностью, без кустарничков.

(*46*) 38. Каменистые водотоки в верхней части склонов сопок. Куртинные разнотравно-лишайниковые тундры.

Некоторые из первоначально выделенных типов местообитаний весьма специфичны и приводятся нами вне названных классов.

(*8*) 39. Редко затопляемые галечники надпойменных террас небольших речек — притоков Рау-Чуа. Куртинные и пятнистые кустарничково-разнотравные тундры.

(*10*) 40. Высокая пойма небольших притоков Рау-Чуа. Ивняки.

(*12*) 41. Заиленные галечники в поймах небольших речек — притоков Рау-Чуа с интенсивным увлажнением. Куртинная разнотравно-кустарничковая растительность.

Особого внимания заслуживают выделенные первоначально типы местообитаний, занимающие более или менее независимое положение в системе. В нашем случае такими являются:

(*11*) 8. Наиболее сухие участки пойменных террас небольших речек (сухие участки галечников, затопляются редко). Сухие ивняки. Доминанты (Д): *Salix pulchra*, *S. alaxensis*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Calamagrostis langsdorffii*. Прочие (П): *Poa pratensis*, *P. sublanata*, *Trisetum molle*, *Nardosmia gmelinii*, *Tanacetum boreale*, *Stellaria palustris*, *Polemonium boreale*, *Artemisia tilesii*, *Anemone richardsonii*, *Merckia hysodes*, *Trisetum spicatum*, *Galium boreale*, *Stellaria ciliatosepala*, *Chamaenerium latifolium*, *Cardamine pratensis*, *Artemisia vulgaris*.

(*13*) 18. Старичные озера в поймах небольших притоков Рау-Чуа. Сырые заиленные берега. Прибрежно-водная растительность. Д: *Carex stans*, *C. saxatilis*, *Eriophorum angustifolium*, *Hippuris vulgaris*, *Alopecurus aequalis*. П: *Caltha arctica*, *Comarum palustre*.

(*18*) 17. Заболоченные берега озер первой надпойменной террасы. Разнотравно-осоково-моховые заболоченные луговины. Д: *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, *Comarum palustre*, *Carex aquatilis*, *C. rotundata*, *Hippuris vulgaris*, *Eriophorum medium*, *Ranunculus reptans*, *R. gmelinii*. П: *Calamagrostis holmii*, *Potamogeton subsibiricum*, *Epilobium palustre*.

(*22*) 16. Заболоченные участки в пойме Рау-Чуа. Разнотравно-осоково-моховые минеральные болота. Д: *Salix pulchra*, *Arctagrostis arundinacea*, *Calamagrostis langsdorffii*, *C. holmii*, *Hierochloё pauciflora*, *Carex stans*, *C. lugens*, *Eriophorum angustifolium*. П: *Arctophila fulva*, *Dupontia psilosantha*, *Pleuropogon sabinii*, *Ledum decumbens*, *Ranunculus gmelinii*, *Juncus castaneus*, *Caltha arctica*, *Hippuris vulgaris*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Comarum palustre*, *Equisetum arvense*, *Cardamine pratensis*, *Rubus arcticus*, *Epilobium palustre*.

(*48*) 29. Берега ручьев в нижней и средней части некрутых склонов сопок южной экспозиции. Разнотравно-мохово-кустарничковые тундры. Д: *Salix pulchra*, *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Carex lugens*, *Saxifraga nelsoniana*. П: *Rosa acicularis*, *Ribes triste*, *Calamagrostis lapponica*, *Carex algida*, *Equisetum arvense*, *Saxifraga cernua*, *Stellaria ciliatosepala*, *Pedicularis lapponica*, *Ranunculus grayi*, *Polygonum tripterocarpum*, *Valeriana capitata*, *Veratrum oxysepalum*, *Alnus fruticosa*, *Lycopodium pungens*.

Из приведенных списков видно, что типы местообитаний, слабо связанные с основной структурой, могут быть либо действительно уникальными за счет только им свойственных видов (*13*, *18*, *22*), либо представляют обедненный в видовом отношении вариант более богатого типа (*11*), либо специфичность их обусловлена сочетанием видов с весьма разными экологическими требованиями, при этом виды не обязательно должны быть редкими в данном районе (*48*). Однако во всех трех случаях флористическое несходство типов местообитаний связано со спецификой экологических условий и выражается указанными способами: обеднением видового состава, специфичностью экологии обитающих здесь видов и совместным произрастанием видов не редких, но с весьма разной экологией.

Из несколько менее обособленных типов местообитаний, выделенных первоначально, можно назвать следующие.

(*7*) 9. Заиленные берега стариц небольших речек — притоков Рау-Чуа. Разнотравно-осоково-пушицевые заболоченные луговины. Д: *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri*. П: *Caltha arctica*, *Poa pratensis*, *Pleuropogon sabinii*, *Cardamine pratensis*, *Equisetum arvense*, *Arctagrostis arundinacea*, *Calamagrostis holmii*.

(*8*) 39. Редко затопляемые галечники надпойменных террас небольших речек — притоков Рау-Чуа. Куртинные и пятнистые кустарничково-разнотравные тундры. Д: *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Chamaenerium latifolium*, *Artemisia arctica*, *Tanacetum boreale*. П: *Salix pulchra*, *S. krylovii*, *Betula exilis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Elymus interior*, *Veratrum oxysepalum*, *Ledum decumbens*, *Arctagrostis latifolia*, *Carex stans*, *C. lugens*, *Saxifraga firma*, *Valeriana capitata*, *Nardosmia gmelinii*, *Polygonum tripterocarpum*, *Galium boreale*, *Hedysarum obscurum*.

(*10*) 40. Высокая пойма небольших притоков Рау-Чуа. Ивняки. Д: *Salix pulchra*, *S. krylovii*, *S. hastata*, *Betula exilis*, *Vaccinium uliginosum*, *Calamagrostis langsdorffii*. П: *Polemonium boreale*, *Poa pratensis*, *Pirola incarnata*, *Aconitum delphinifolium* ssp. *anadyrensis*, *Gentiana glauca*, *Artemisia tilesii*, *Anemone richardsonii*, *Linnaea borealis*, *Viola repens*, *Nardosmia frigida*, *Artemisia vulgaris*, *Galium boreale*, *Rosa acicularis*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum decumbens*, *Empetrum nigrum*, *Arctagrostis arundinacea*, *Elymus interior*, *Rubus chamaemorus*, *R. arcticus*, *Pedicularis lapponica*, *Equisetum arvense*, *Valeriana capitata*, *Veratrum oxysepalum*, *Polygonum tripterocarpum*, *Artemisia arctica*, *Tanacetum boreale*, *Merckia physodes*, *Castilleja hyparctica*.

(*12*) 41. Заиленные галечники в поймах небольших речек — притоков Рау-Чуа, в местах, где река подмывает щебнистые крутые склоны сопок южной экспозиции. Увлажнение интенсивное. Куртинная разнотравно-кустарничковая растительность. Д: *Arctagrostis arundinacea*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Viola repens*, *Salix pulchra*, *S. fuscescens*, *Betula exilis*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex lugens*, *C. tripartita*, *Equisetum arvense*. П: *Cardamine pratensis*, *Gentiana glauca*, *Parnassia palustris*, *Poa pratensis*, *Trisetum spicatum*, *Saussurea tilesii*, *Artemisia arctica*, *Galium boreale*, *Salix krylovii*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum decumbens*, *Calamagrostis holmii*, *Poa arctica*, *P. glauca*, *Carex stans*, *Rubus arcticus*, *Saxifraga nelsoniana*, *Nardosmia frigida*, *Stellaria ciliatosepala*, *Polemonium boreale*, *Polygonum viviparum*, *Artemisia tilesii*, *A. kruhsiana*, *Anemone richardsonii*, *Tanacetum boreale*, *Merckia physodes*, *Erysimum pallasii*.

(*6*) 14. Надпойменные террасы небольших речек — притоков Рау-Чуа. Весной не затопляются, сильно заболочены. Пушицево-осоково-моховые болота. Д: *Eriophorum vaginatum*. *E. russeolum*, *Carex stans*, *Salix fuscescens*. П: *Pedicularis sudetica* ssp. *pacifica*, *Comarum palustre*, *Eriophorum angustifolium*, *Salix pulchra*, *Betula exilis*, *Vaccinium uliginosum*, *Andromeda polifolia*, *Rubus chamaemorus*, *Carex lugens*.

(*19*) 13. Вогнутые заболоченные участки первой надпойменной террасы Рау-Чуа. Пушицево-мохово-кустарничковые болота. Д: *Salix fuscescens*, *Carex stans*, *Betula exilis*, *Salix pulchra*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Comarum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum angustifolium*, *E. medium*, *E. vaginatum*. П: *Calamagrostis holmii*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Poa arctica*, *Hierochloë pauciflora*, *Carex appendiculata*, *C. saxatilis*, *C. chordorrhiza*, *C. rariflora*.

(*54*) 26. Первые надпойменные террасы небольших речек. Затопляются очень редко. Разнотравно-кустарничковые (голубичные) тундры. Д: *Vaccinium uliginosum*, *Betula exilis*, *Polygonum tripterocarpum*, *Salix pulchra*. П: *Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum decumbens*, *Arctous alpina*, *Empetrum nigrum*, *Dryas punctata*, *Arctagrostis latifolia*, *Hierochloë alpina*, *Pedicularis lapponica*, *Valeriana capitata*, *Veratrum oxysepalum* *Polygonum ellipticum*, *Hedysarum obscurum*, *Artemisia arctica*, *Anemone sibirica*, *Salix krylovii*, *Equisetum arvense*, *Pirola incarnata*.

(*36*) 28. Уступы на шлейфе. Щебнисто-суглинистые участки. Сухие разнотравно-кустарничковые тундры. Д: *Betula exilis*, *Empetrum nigrum*,

Vaccinium uliginosum, *V. vitis-idaea*. П: *Hierochloë alpina*, *Poa glauca*, *Anemone sibirica*, *Artemisia arctica*, *Potentilla stipularis*, *Ledum decumbens*, *Dryas punctata*, *Salix krylovii*, *Arctagrostis latifolia*, *Calamagrostis lapponica*, *Festuca altaica*, *Trisetum spicatum*, *Polygonum tripterocarpum*, *Dryopteris fragrans*, *Antennaria friesiana*, *Selaginella sibirica*, *Stellaria ciliatosepala*, *Arenaria tschuktschorum*.

(*49*) (Выше этот тип нами не рассматривался). Сусликовины. Щебнистые бугры с большим количеством мелкозема в нижней части склонов южной экспозиции. Сухие разнотравные луговины. Д: *Rosa acicularis*, *Hierochloë alpina*, *Festuca altaica*, *Stellaria ciliatosepala*, *Arenaria tschuktschorum*, *Silene repens*, *Androsace septentrionalis*. П: *Festuca brachyphylla*, *Arctagrostis latifolia*, *Calamagrostis lapponica*, *Artemisia arctica*, *Pulsatilla multifida*, *Dracocephalum palmatum*, *Chamaenerium angustifolium*, *Veratrum oxysepalum*, *Valeriana capitata*, *Erysimum pallasii*, *Pirola incarnata*, *Delphinium chamissonis*.

(*46*) 38. Временные каменистые водотоки в верхней части склонов южной экспозиции. Куртинные разнотравно-лишайниковые тундры. Д: *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Hierochloë alpina*, *Dryopteris fragrans*. П: *Poa glauca*, *Calamagrostis lapponica*, *Saxifraga firma*, *Arenaria tschuktschorum*, *Spiraea stevenii*, *Cassiope tetragona*, *Empetrum nigrum*.

(*41*) 37. Сухие щебнистые участки в нижней части южных склонов сопок. Тундрово-степные сообщества. Д: *Poa glauca*, *Festuca auriculata*, *Carex obtusata*, *Selaginella sibirica*, *Arenaria tschuktschorum*, *Minuartia arctica*, *Pulsatilla multifida*, *Dracocephalum palmatum*, *Saxifraga firma*, *Potentilla nivea*, П: *Dianthus repens*, *Carex rupestris*, *C. spaniocarpa*, *Saxifraga nivalis*, *Stellaria ciliatosepala*, *Potentilla arenosa*, *Androsace bungeana*, *Thymus oxyodonthus*, *Draba nivalis*, *Erysimum pallasii*.

Приведенные списки показывают, что своеобразие экологических условий местообитаний флористически отражается опять же тремя способами, хотя в ряде случаев насыщенность списка видами с узкой экологической амплитудой сочетается со смещением в списке видов с широкой экологической амплитудой, но разной экологией. К таким типам относятся *8*, *10*, *12* и *49*.

Исследование флористической структуры ландшафта имеет большое значение для флористики и ботанической географии, позволяя более объективно подойти к определению величины экологической амплитуды видов — одной из основных составляющих их активности в понимании Б. А. Юрцева (1968). Действительно, более точным показателем величины экологической амплитуды является не количество типов местообитаний, выделенных первоначально, в которых вид встречается, а количество освоенных им классов местообитаний. На основе полученных графов мы предлагаем (для изученного района) следующую шкалу оценки экологической амплитуды видов:

1. Вид встречается в одном-двух типах местообитаний, относящихся к одному классу. Если вид встречается в двух типах местообитаний, то они имеют высокое флористическое сходство. Стенотопные виды.

2. Видом освоено большинство типов местообитаний одного класса; он встречается также в одном-двух типах местообитаний второго класса. Гемистенотопные виды.

3. Видом освоено большинство типов местообитаний двух классов, возможно присутствие в отдельных типах местообитаний третьего класса. Гемиэвритопные виды.

4. Видом освоено большинство типов местообитаний трех классов. Эвритопные виды.

Предлагаемая здесь шкала в общем соответствует субъективной шкале, использованной Б. А. Юрцевым (1968); последняя в настоящей трактовке получает некоторое ландшафтно-экологическое обоснование. Это облегчает сравнение в пределах одной конкретной флоры экологи-

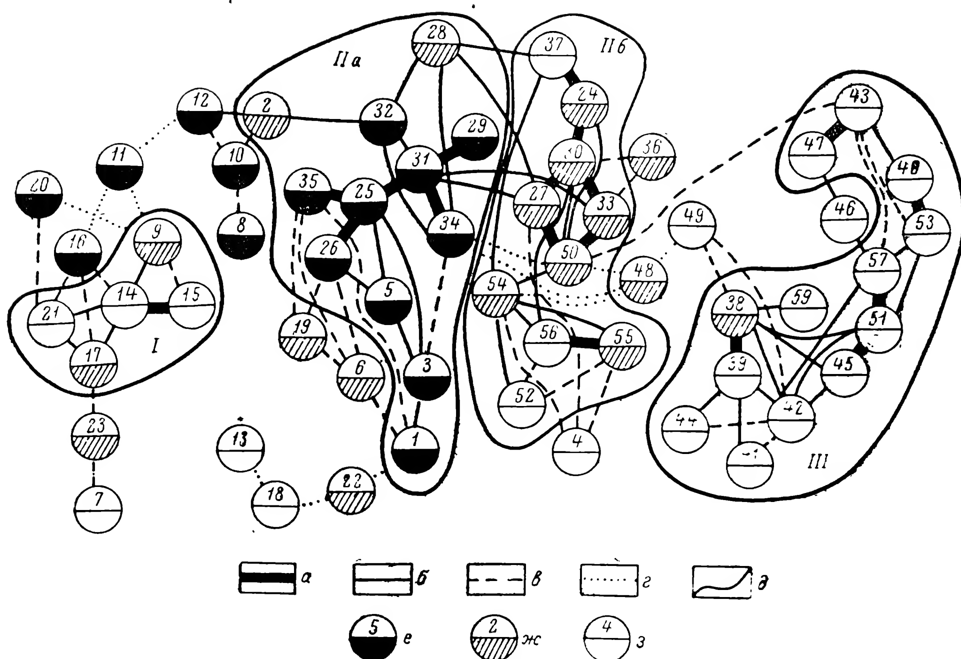


Рис. 1. Граф флористического сходства типов местообитаний района р. Рау-Чуа. Флористическая структура ландшафта. Эколого-ценотический ареал *Salix pulchra*.

а — сходство между типами местообитаний более 70%; *б* — более 50 и менее 70%; *в* — более 30 и менее 50%; *г* — менее 30%; *д* — границы подклассов и классов местообитаний; *е* — вид активен, он в пределах типа встречается регулярно при значительном обилии; *ж* — вид малоактивен, встречается спорадично, большей частью малообилен; *з* — вид не встречается (нами не был зарегистрирован ни в одном из описаний, отнесенных к этому типу).

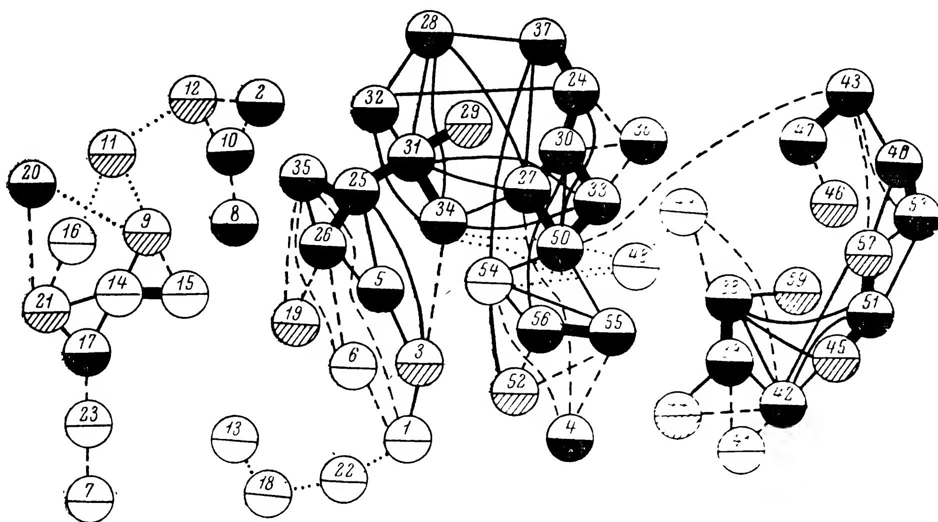


Рис. 2. Эколого-ценотический ареал *Vaccinium uliginosum*.

Обозначения см. на рис. 1.

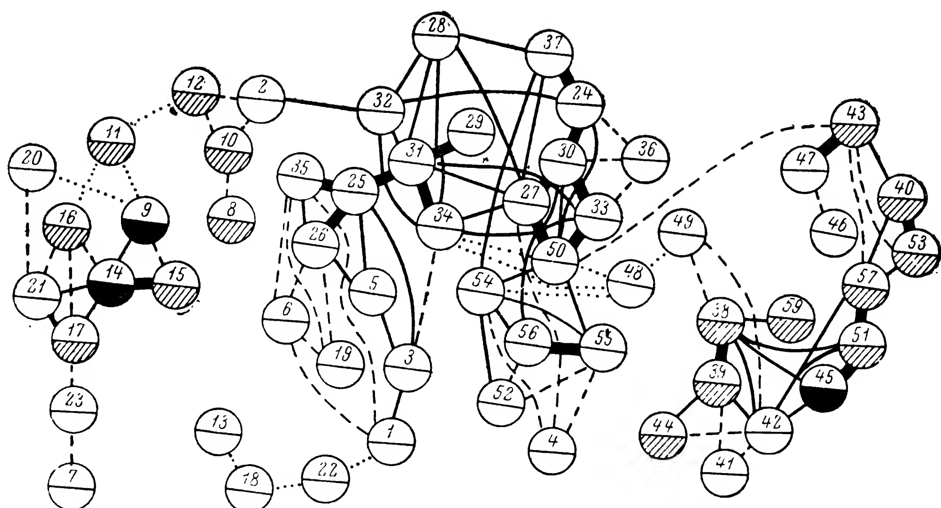


Рис. 3. Эколого-ценотический ареал *Tanacetum boreale* (пойменные местообитания) и *Pedicularis amoena*.

Обозначения см. на рис .1.

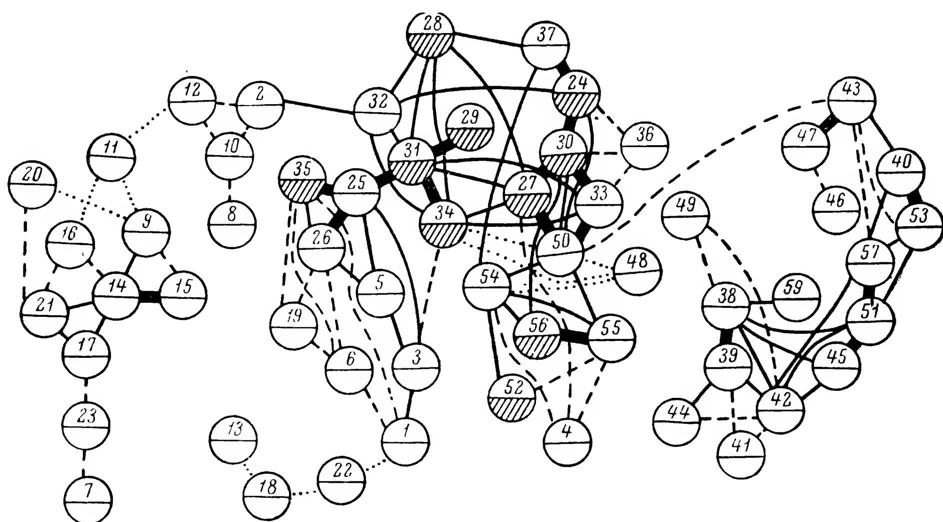


Рис. 4. Эколого-ценотический ареал *Claytonia acutifolia*.

Обозначения см. на рис. 1.

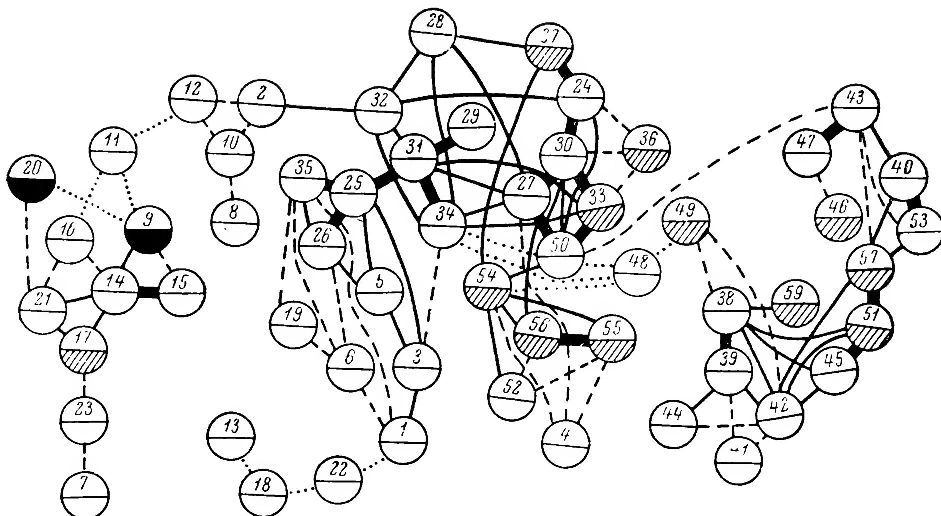


Рис. 5. Эколого-ценотический ареал *Festuca altaica*.
Обозначения см. на рис. 1.

ческой амплитуды у видов с разной экологией, например у обитателей пойм и обитателей щебнистых склонов сопок, обитателей кочкарников и обитателей осыпей и т. д.

Система графов может быть использована для исследования и сравнения распределений отдельных видов или их экологических ареалов. Для этого в кружках, соответствующих определенным типам местообитаний, особыми значками, с учетом обилия вида, отмечается его присутствие. С этой целью на рис. 1—5 приводятся распределения некоторых видов. Были взяты виды, заведомо отличающиеся по характеру своей экологии, с одной стороны, и широте экологической амплитуды, с другой. На рис. 1 представлено распределение одного из активных видов *Salix pulchra*. Видно, что центр эколого-ценотического ареала этого вида приходится на подкласс *IIа*, хотя при меньшем обилии и не регулярно он встречается в местообитаниях подкласса *IIб* и в части местообитаний класса *I*. Таким образом, *Salix pulchra* является равнинным видом с экологическим оптимумом в сырых тундрах.

На рис. 2 изображен эколого-ценотический ареал одного из самых активных видов *Vaccinium uliginosum*. Он встречается в местообитаниях всех трех классов и является типичным эвритопным видом. На рис. 3 показано распределение малоактивных видов: *Tanacetum boreale* (класс I) и *Pedicularis amoena* (класс *III*). Из схемы видно, что *Pedicularis amoena* несколько более активен, чем *Tanacetum boreale*. На рис. 4 изображен эколого-ценотический ареал *Claytonia acutifolia*. Этот вид встречается в немногих типах местообитаний, но часто флористически весьма несходных между собой. Поскольку флористическое сходство типов местообитаний установлено интегрально, по всей совокупности видов, мы можем говорить о большей или меньшей экологической индивидуальности видов на основании степени несоответствия их эколого-ценотического ареала флористической структуре ландшафта. Эколого-ценотический ареал *Claytonia acutifolia* в этом отношении более «индивидуален» по сравнению с ареалами предыдущих видов. Еще большей «оригинальностью» эколого-ценотического ареала характеризуется *Festuca altaica* (рис. 5).

Таким образом, виды, распределение которых не соответствует флористической структуре ландшафта, заслуживают особого внимания, так как их «ландшафтное поведение» в меньшей степени зависит от факторов, на которые ориентировано большинство других видов. Кроме свойственной им экологии и широты экологической амплитуды, виды могут быть

охарактеризованы по степени экологической оригинальности. «Оригинальные» виды представляют большой интерес как индикаторы отдельных факторов среды. *Claytonia acutifolia* в исследованном районе приурочена к местам с интенсивным минеральным подтоком, но мало зависит от экспозиции склона, его высоты, а часто и от условий увлажнения.

Проведенное исследование показало, что наборы видов типов местообитаний в значительной степени отражают их экологические режимы и могут быть использованы при выявлении флористической структуры ландшафта; последняя определяется распределением большинства видов и позволяет более объективно оценить экологическую амплитуду видов. Кроме характера и широты экологической амплитуды, при ботанико-географических исследованиях следует устанавливать и степень экологической оригинальности видов.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1962—1975). 1—7. — Галанин А. В. (1973). Эколого-ценотические элементы конкретной флоры. Бот. ж., 58, 11. — Галанин А. В. (1974). Эколого-ценотические элементы флоры. Автореф. канд. дисс. Л. — Горбацкий Г. В. (1967). Физико-географическое районирование Арктики. Ч. I. Полоса материковых тундр. — Исаченко А. Г. (1972). Геология и учение о ландшафте. Изв. ВГО, 104, 3. — Лукичева А. Н. (1972). Закономерности вертикальной поясности, связанные с особенностями рельефа и горных пород. Геоботанические исследования и динамика берегов на Байкале. — Лукичева А. Н., Д. Н. Сабуров. (1969). Конкретная флора и флора ландшафта. Бот. ж., 54, 12. — Раменский Л. Г. (1925). Основные закономерности растительного покрова и их изучение. Вестн. опытн. дела, 1. — Сабуров Д. Н. (1972). Леса Пинеги. — Толмачев А. И. (1959). Изучение флоры при геоботанических исследованиях. Полевая геоботаника, 1. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов. — Юрцев Б. А. (1970). Ботанико-географические исследования на Чукотке. Биологические основы использования природы севера. — Юрцев Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. — Marr J. W. (1961). Ecosystems of east slope of the front range in Colorado. Univ. of Colorado stud., ser. Biol., 8.

Алтайский
государственный заповедник,
пос. Яйлю.

Получено 16 XII 1975.

SUMMARY

The article contains new materials on the flora of one of the regions of Western Chukotka. 59 types of habitats have been distinguished, the floristic similitude among them having been calculated according to the formula by Jiccare. The results are presented as a graph depicting the floristic structure of the landscape. The obtained structure is used for analyzing of ecological areas of separate species of concrete flora. It is proposed that in botanico-geographical investigations the degree of ecological originality of species should be evaluated besides the character and width of ecological amplitude.

УДК 581.5 : 581.4 : 582 : 582.992

Т. В. Шулькина

ТИПЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ CAMPANULA L.

T. V. SHULKINA. TYPES OF LIFE FORMS AND THEIR IMPORTANCE FOR THE TAXONOMY OF *CAMPANULA* L.

Изучение жизненных форм в роде *Campanula* показало, что виды этого рода являются в основном поликарпиками, но имеются также двулетние и многолетние монокарпики. Подсекции рода представлены видами, имеющими одну схему ветвления, что доказывает единство подсекций и естественность всей системы рода, составленной Ан. А. Федоровым, а также связь признаков жизненных форм с таксономией. Исключение составляет подсекция 1 секции 2, в которой объединены виды, принадлежащие разным типам жизненных форм. Объем подсекции, очевидно, требует пересмотра. Изучение становления жизненных форм позволило выделить их общие черты, сочетание которых отражает исходный тип таксона. Так, для него были характерны розеточная фаза развития и моноподиальное ветвление. Для двух секций рода построены гомологические ряды жизненных форм, для которых как главный признак принята схема строения побега.

Проблема эволюции жизненных форм цветковых растений в настоящее время разрабатывается не только в общей форме, но главным образом на систематических группах разного ранга. Имеется много работ, в которых широко используются данные филогенетической систематики для раскрытия закономерностей исторического развития жизненных форм (Babcock, 1947; Meusel, 1951, 1952; Серебряков, 1962; Голубев, 1965; Серебряков, Серебрякова, 1969, 1972; Серебрякова, 1974, и др.). Тем не менее выяснение путей эволюции таксонов часто оказывается столь трудной задачей, что одни и те же данные могут приводить разных авторов к неодинаковым, а иногда и противоположным выводам. Нередки, например, случаи, когда эволюционные ряды, построенные в результате исследования систематиком и морфологом, читаются ими с разных сторон, т. е. исходный, по мнению систематика, вид является конечным звеном с точки зрения морфолога. Это свидетельствует о том, что вместо ожидаемых филогенетических рядов часто получаются сравнительно-морфологические ряды форм, расположенных по определенным признакам.

Привлечение данных анатомии, палинологии и других разделов ботаники дает дополнительный фактический материал. Исследования последних лет выявили много примеров наличия у одного и того же растения примитивных и прогрессивных признаков. Эволюционная гетеробатмичность одного и того же таксона имеет очень большое значение при филогенетических построениях (Тахтаджян, 1959). Это не позволяет считать строение какого-либо одного органа растения примитивным только потому, что примитивным является строение каких-либо других его органов. «Почти никогда нельзя доказать, — пишет Ан. А. Федоров (1958, с. 243), — что тот или иной современный вид какого-либо ряда или серии возник от соседнего также современного вида и оба они одновременно существуют. Любой „ряд“ близких видов — это лишь современные от-

прыски уже исчезнувшего предка, для них общего, и совершенно невозможно решить, какой из современных видов старше и какой моложе по возрасту». Поэтому и эволюция жизненных форм внутри рода также почти никогда не может быть представлена линейным рядом, членами которого являются жизненные формы ныне существующих видов. На современном этапе развития науки эволюционные отношения между жизненными формами видов, принадлежащих одному семейству и роду, устанавливаются с большим трудом. Данные эволюционной генетики убедительно показывают, что фенотип — это не просто мозаика признаков, контролируемых отдельными генами, а продукт сложной системы взаимодействий всего эпигенотипа (Майр, 1974). Однако корреляционные отношения между отдельными признаками еще недостаточно ясны. При мозаичной эволюции связь между двумя таксонами мыслится лишь через посредство гипотетического третьего таксона (Тахтаджян, 1966). Всестороннее изучение, включающее анализ таксономических особенностей, в частности морфологии, а также биологии и географического распространения видов отдельных родов, позволяет выделить исходные черты, сочетание которых составляет первичную модель данного таксона. Выяснение признаков предка, естественно, является важнейшей задачей при реконструкции эволюции таксона. Примеры подобного исследования имеются в работах А. И. Толмачева (1957), Т. И. Серебряковой и Т. Н. Кагарлицкой (1972).

Целью настоящей работы было определение жизненных форм видов рода *Campanula* L. на основе изучения их биологии и морфологии, сопоставление полученных групп жизненных форм с системой рода, выделение общих черт, характеризующих исходную модель таксона.

Род *Campanula* L. — тип всего семейства *Campanulaceae* Juss. Этот род отличается богатством видов и разнообразием их жизненных форм. Объем рода постоянно, но незначительно меняется, включая приблизительно 350 видов. Колокольчики распространены в северном полушарии почти исключительно в умеренной зоне. Они наиболее многочисленны и разнообразны на островах Эгейского моря, на Балканском и Апеннинском полуостровах, на Кавказе. Во флоре СССР насчитывается 150 видов, столько же во флоре Европы, но общими являются только немногие (Федоров, 1957; Fedorov, Kovanda, 1975).

Жизненные формы колокольчиков чрезвычайно разнообразны, что соответствует высокой толерантности рода и значительному многообразию их местообитаний (субальпийские и альпийские пояса гор, леса, луга, скалы, отчасти степи и пустыни).

В задачу исследования входило изучение морфогенеза побегов, определяющих общий габитус растения, характер облиствения побегов, способы их нарастания, цикличность развития. Проведен анализ становления жизненной формы в онтогенезе. Выводы основаны на наблюдениях за живыми растениями, выращенными в Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН, Ленинград), на анализе гербарных материалов БИНа, Института ботаники Грузинской ССР (Тбилиси), Института ботаники Армянской ССР (Ереван), Института ботаники Азербайджанской ССР (Баку), Сахалинского комплексного научно-исследовательского института, Ботанического института Украинской ССР (Киев) и на наблюдениях в природе.

Систематика рода *Campanula* изучалась неоднократно. Однако монографии этого рода нет. Одной из первых работ по систематике *Campanula* был обзор, выполненный Альфонсом Декандолем (De Candolle, 1830), который сохраняет значительную научную ценность до сих пор. Его деление рода на 2 секции — *Medium* и *Eucodon* — основано на присутствии или отсутствии придатков чашечки. Как показали исследования, некоторые секции в этом случае объединяют виды с самыми различными жизненными формами. Так, например, в одной группе у Декандоля оказывались такие виды, как *C. carpatica* Jacq. (симподиальный полурозеточный корневищно-кистекорневой многолетник), *C. loeflingii* Brot. (однолетник), *C. rapunculus* L. (стержнекорневой двулетник), которые относятся к разным жиз-

ненным формам. В дальнейшем систематики пришли к выводу, что этот признак не может быть основным при делении рода. Открытие многочисленных новых видов предоставило для исследования и много новых данных, что позволило Буасье (Boissier, 1875) преобразовать секции *Medium* и *Rapunculus*, изменив их объем на основе стойкого признака — способа раскрывания коробочки. Однако при этом в более мелких подразделениях оказались виды, относящиеся к разным жизненным формам: в одну группу попали *C. sibirica* L. (кистекорневой двулетник), *C. alliariifolia* Willd. (симподиальный полурозеточный стержнекорневой многолетник), *C. collina* Bieb. (моноподиальный полурозеточный стержнекорневой многолетник). Это показывает искусственность мелких подразделений.

Исключительную ценность для систематики рода имеют работа А. В. Фомина (1905) и серия работ А. Л. Харадзе (1949, 1970), посвященные кавказским колокольчикам.

Монографический обзор видов *Campanula* флоры СССР выполнен Федоровым (1957). Этот род подразделен им на две крупные секции (в смысле Буасье), которые в свою очередь делятся на подсекции и ряды. В ряды объединены филогенетически близкие виды, очень сходные по сумме таксономических признаков.

Род *Campanula* неоднократно исследовался цитологически. Наиболее крупные работы такого рода принадлежат Гаделле (Gadella, 1962, 1963, 1964). Он четко показал чрезвычайную кариологическую гетерогенность рода. Гаделле удалось свести все разнообразие чисел хромосом и кариограмм только к семи основным типам. К последней, седьмой группе, относится большинство видов *Campanula* (в том числе и большинство видов флоры СССР). В эту группу объединены виды с $x=15$, $x=17$, $2n=30$ и 90, $2n=34$, 68, 102, $2n=32$, составляющие большинство подсекций системы Федорова. Подсекция 7. *Annuae*, виды которой имеют $x=12$ и $2n=24$, относятся, по Гаделла, к другой (пятой) кариологической группе.

Анализ, проведенный Гаделлой, привел его к выводу о неестественности групп в системах Декандоля и Буасье и естественности подсекций, выделенных Ан. А. Федоровым. Значительная кариологическая неоднородность наблюдается лишь в подсекции 1 секции 2. Виды, составляющие эту подсекцию, относятся по крайней мере к трем различным кариологическим группам Гаделлы.

Числа хромосом в роде *Campanula* оказались чрезвычайно разнообразны. Ни Гаделла, ни другие цитологи (Tischler, 1950; Böcher, 1960; Fernandes, 1962) не смогли дать окончательную схему происхождения разнообразия хромосомных чисел и объяснить связи между различными группами: это еще раз подтверждает чрезвычайную гетерогенность рода.

Как сказано выше, род *Campanula* разделен Федоровым на две секции.

Секция 1. *Campanula* включает виды, коробочка которых открывается порами или створками у основания; чашечка между зубцами с более или менее развитыми придатками, иногда редуцированными, в виде складок, изредка чашечка без придатков. Остальные признаки, в том числе и жизненные формы, разнообразные. Тип секции: *C. latifolia* L.

Секция 2. *Rapunculus* (Fourr.) Boiss. включает виды, коробочка которых открывается порами или створками у верхушки или посередине стенок; чашечка между зубцами без придатков и без складок (редуцированных придатков). Остальные признаки разнообразные. Тип секции *C. rapunculus* L.

Обе секции объединяют 150 видов, произрастающих на территории СССР. В первую секцию включено 19 подсекций разного объема и географического распространения, во вторую — 4 подсекции, три из них монотипные во флоре СССР.

Исследования жизненных форм *Campanula* выявили огромное многообразие структур надземных и подземных частей растений, а также признаки, характерные для рода в целом. Как известно, признаки общие, специфичные для определенных таксонов, Н. И. Вавилов называл ради-

каламн, а сходные у разных таксонов — признаками гомологического ряда. Его формула, отражающая состав рода, имеет вид

$$G\ (a+b+c+d+e+\ldots).$$

Естественно, что наибольший интерес представляют поиски таких признаков биоморфы, которые наравне с таксономическими могут войти в состав радикала G. Как отметил Б. А. Юрцев (1976, с. 33), «систематическая ценность любых признаков, в том числе и относящихся к биоморфе, как правило, неодинакова и должна проверяться естественностью полученных таксономических подразделений по всей остальной совокупности признаков».

И в данном частном случае для рода *Campanula* нельзя использовать многие таксономически ценные признаки, иногда являющиеся основой деления крупных таксонов. Огромное разнообразие структур, наличие видов с моноподиальным и симподиальным ветвлением, многообразие подземных органов чрезвычайно усложнили задачу поиска радикала. Однако изучение жизненных форм видов *Campanula* в онтогенезе позволило наряду с констатацией многообразия выделить и некоторые общие черты.

Так, на первых этапах онтогенеза для всех видов *Campanula*, кроме *C. lactiflora* Bieb., характерно наличие розетки (Шулькина, 1974). Розеточная фаза обусловлена тем, что эпикотиль у проростков укорочен, внешне вообще незаметен и первые листья появляются непосредственно над семядолями. Такое развитие отмечено даже у однолетних видов, входящих в подсекцию 7. *Annuae* (*C. erinus* L. и *C. propinqua* Fisch. et Mey.). Таким образом, наличие розеточной фазы — признак радикала рода. Более того, этот признак является радикалом всего колена *Campanuleae*, что означает, что этот признак был свойствен предку *Campanula*. Других признаков структуры, пригодных для включения в радикал, выделить не удалось. Растения всех видов *Campanula* вначале ветвятся моноподиально, но во взрослом состоянии часть видов переходит к симподиальному ветвлению. Из этого, по-видимому, следует, что для предка рода было характерно моноподиальное ветвление.

Изучение годичного цикла показало (Шулькина, 1975), что подавляющее большинство видов *Campanula* в первый год зимует с открытой розеткой зеленых листьев и ни у одного вида нет почек, закрытых чешуями. Эти черты, очевидно, также были свойственны предку рода.

Жизненные формы взрослых растений чрезвычайно разнообразны. Однако тщательное изучение онтогенеза позволило из совокупности признаков, характеризующих жизненную форму, выделить наиболее общие. К ним, по-видимому, относятся тип ветвления системы побегов и степень облиственности репродуктивных побегов. Среди изученных видов можно установить следующие группы: I — безрозеточные симподиальные, II — полурозеточные симподиальные, III — розеточные симподиальные, IV — полурозеточные моноподиальные, V — розеточные моноподиальные.

Наблюдения над жизненными формами видов, включенных в разные подсекции, приводят к выводу об исключительной однородности этих подсекций. Во всяком случае изучение онтогенеза жизненных форм 65 видов, представляющих почти все подсекции, позволило установить, что виды одной подсекции чаще всего относятся к одной или немногим близким жизненным формам, у которых за основной признак принята схема ветвления побега. Подземные органы у близких видов могут значительно отличаться в зависимости от их экологической и фитоценотической приуроченности.

На рис. 1 изображены типы жизненных форм[1] видов разных подсекций. Наличие одной схемы у подсекции показывает, что все ее исследованные виды имеют единый или близкий план строения. В тех случаях, когда в одной подсекции обнаружены несколько типов жизненных форм, на рисунке изображено несколько схем. Таким образом, каждая схема

[1] В данном случае термин «тип жизненной формы» не означает классификационной единицы системы жизненных форм.

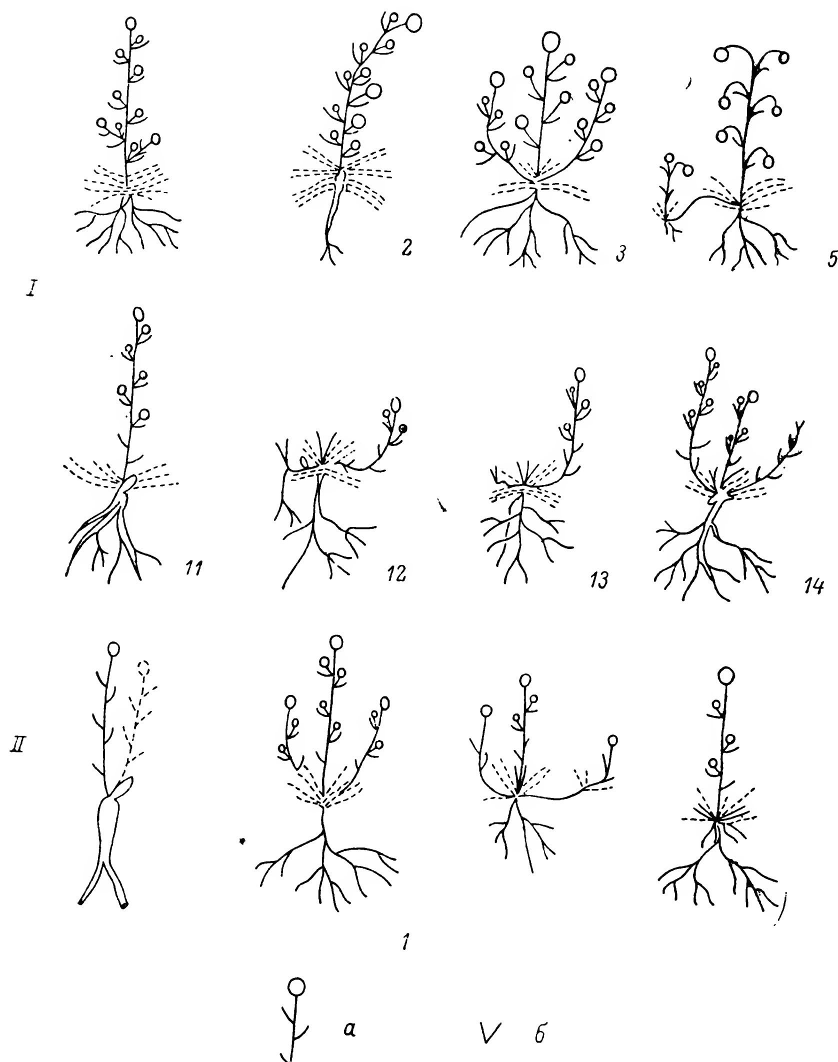


Рис. 1. Жизненные формы видов рода *Campanula* L. Флоры СССР по системе Ан. А. Федорова (1957).

I — секция 1. *Campanula* (*1—19* — подсекции); *II* — секция 2. *Rapunculus* (Fourr.) Boiss. (*1—4* — подсекции).
а — репродуктивный побег с соцветием, *б* — розетка живых листьев, *в* — розетка отмерших листьев, *г* — закрытая почка возобновления.
На схеме изображен тип жизненной формы в период первого цветения, наличие розетки в предшествующие годы показано штриховой линией.

символизирует ряд жизненных форм видов, входящих в данную подсекцию. Основные признаки схемы могут быть выделены в радикал подсекций.

Секция 1. *Campanula*

Подсекция 1. *Quinqueloculares* Boiss. — 3 вида.[2] Тип подсекции *C. medium* L.

В первый год жизни развивается укороченный побег с розеткой листьев; из его терминальной открытой почки на второй год развивается облиственный репродуктивный побег (рис. 1, *I*, *1*). Монокарпик.

Корневая система различна у видов рядов 1 и 2. *C. crispa* Lam., *C. lyrata* Lam. (ряд 1) имеют стержневой корень, у них сохраняется часть розеточных листьев во время цветения. *C. medium* L. (ряд 2) имеет густую

[2] Здесь и далее указано число видов во флоре СССР.

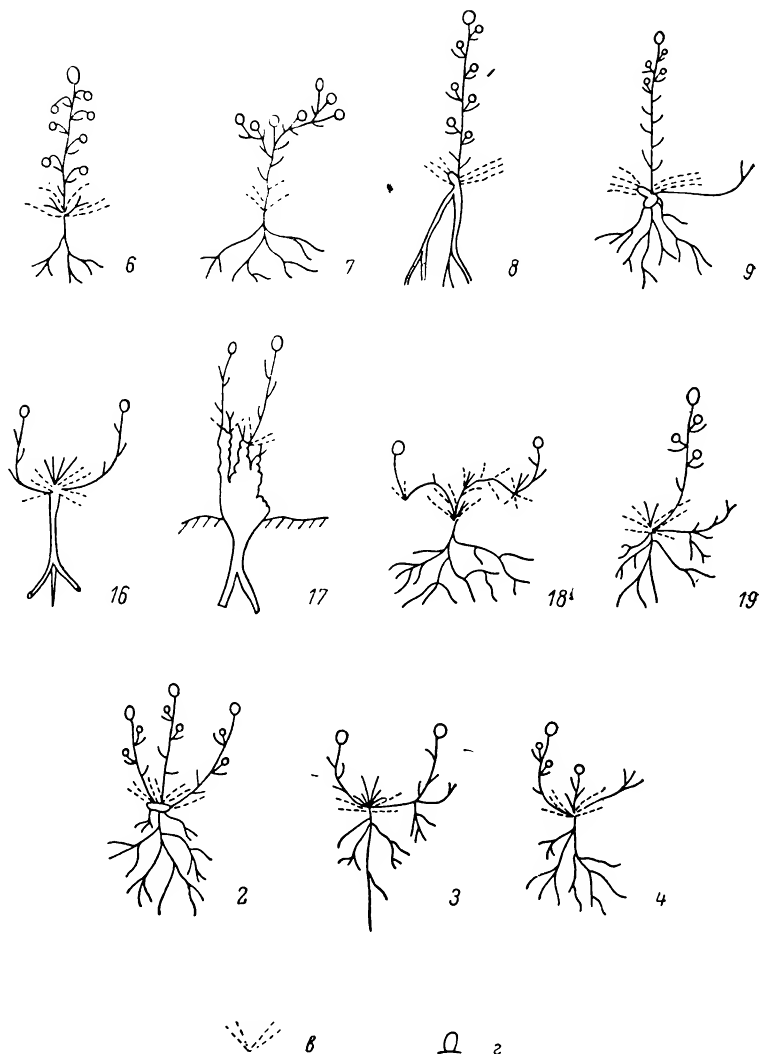


Рис. 1 (*продолжение*).

кистекорневую систему, розеточные листья ко времени цветения отмирают. Эти признаки и положены Ан. А. Федоровым в основу деления подсекции.

Подсекция 2. *Spinulosae* (Fom.) Fed. — 1 вид. Тип подсекции *C. mirabilis* Albov. Схема ветвления такая же, как у подсекции 1, но моноподиальное нарастание розеточного побега длится 3—5 лет (рис. 1, *I*, *2*). Стержневой корень. Монокарпик.

Подсекция 3. *Triloculares* Boiss. — 16 видов. Тип подсекции — *C. sibirica* L. Изучены также *C. longistyla* Fom., *C. elatior* (Fom.) Grossh., *C. talievii* Juz., *C. hohenackeri* Fisch. et Mey., *C. darialica* Charadze.

У большинства видов на второй год из открытой терминальной почки розеточного побега развивается репродуктивный побег. Степень разветвленности побегов (главного и боковых) и тип корневой системы являются видовыми признаками. Чаще всего это кистекорневые растения, в отдельных случаях стержнекорневые. Многие являются монокарпиками, но у некоторых может сохраняться боковая открытая почка и после цветения.[3]

Подсекция 5. *Tulipella* Fed. — 1 вид. Тип подсекции *C. punctata* Lam.

[3] В данной статье подсекция 4 не рассматривалась, так как исследование ее жизненного цикла не завершено.

Центральный розеточный побег зацветает на второй год жизни и отмирает, но из пазух нижних листьев и на гипокотиле развиваются удлиненные подземные побеги, обеспечивающие возобновление (рис. 1, *I*, *5*). Корневая система сначала кистевая, затем только придаточная. Поликарпик.

Подсекция 6. *Dasystigma* Fed. — 1 вид. Тип подсекции *C. alpina* Jacq.

Кроме центрального розеточного побега развиваются мощные боковые, зацветающие иногда в тот же год, что и главный, но чаще в последующие годы. Стержнекорневое растение. Малолетник.

Подсекция 7. *Annuae* (Boiss.) Fed. — 2 вида. Тип подсекции *C. erinus* L. Исследован также *C. propinqua* Fisch. et Mey. Однолетники. Фаза розетки проходит очень быстро. На удлиненном побеге образуется верхушечный цветок, затем пазушные побеги замещают главный (рис. 1, *I*, *7*).

Подсекция 8. *Campanula* — 8 видов. Тип подсекции *C. latifolia* L. Исследованы также: *C. odontosepala* Boiss. и *C. trachelium* L. (ряд 1); *C. rapunculoides* L., *C. grossheimii* Charadze, *C. cordifolia* C. Koch, *C. bononiensis* L. (ряд 2).

У видов, входящих в первый ряд подсекции, розеточная фаза длится не менее двух лет, а иногда и больше. Виды второго ряда отличаются более быстрым развитием, большинство растений зацветает в первый же год. После цветения монокарпический побег отмирает, а в его базальной части у поверхности почвы закладываются закрытые почки возобновления (рис. 1, *I*, *8*). Поликарпики. Стержнекорневые, кистекорневые или корневищно-кистекорневые растения.

Подсекция 9. *Involucratae* (Fom.) Fed. — 12 видов. Тип подсекции *C. glomerata* L. Исследованы также *C. cephalotes* Nakaï, *C. farinosa* (Rochel) Andr., *C. oblongifolia* (C. Koch) Charadze, *C. trautvetteri* Grossh.

Удлиненный репродуктивный побег вырастает из терминальной открытой почки розеточного побега на второй-третий год жизни. Ветвление симподиальное, возобновление осуществляется за счет пазушных озимых, ди- и полициклических побегов (рис. 1, *I*, *9*). Поликарпики. Стержнекорневые и кистекорневые растения с коротким корневищем.

Подсекция 10. *Dictyocalyx* Fed. На территории СССР виды этой подсекции не найдены.

Подсекция 11. *Cordifoliae* (Fom.) Fed. — 9 видов. Тип подсекции *C. alliariifolia* Willd. Исследованы также *C. ochroleuca* Kem.-Nath. и *C. makaschvilii* E. Busch.

Облиственный репродуктивный побег вырастает из терминальной открытой почки розеточного побега на второй год жизни. К осени того же года в поверхностном слое почвы формируются закрытые почки возобновления в пазухах отмерших листьев базальной части побега (рис. 1, *I*, *11*). Имеются главный и боковые корни, а у более старых растений также косорасположенное короткое корневище. Поликарпики.

Подсекция 12. *Latilimbus* Fed. — 14 видов. Тип подсекции *C. collina* Bieb. Исследованы также *C. annae* Kolak., *C. kluchorica* Kolak., *C. albovii* Kolak., *C. irinae* Kuthath., *C. sarmatica* Ker.-Gawl., *C. sommieri* Charadze.

Главный побег остается вегетативным, так же как и побеги 2-го порядка. Боковые облиственные удлиненные репродуктивные побеги 3-го и более высоких порядков появляются на второй (*C. albovii*), третий (*C. collina*) или даже на четвертый и пятый годы жизни (*C. sarmatica*). Ко времени цветения верхушка главного побега обычно отмирает. Полициклические побеги взрослых растений имеют плагиотропную корневищную часть с придаточными корнями, однако стержневой корень сохраняется долго. Поликарпики (рис. 1, *I*, *12*).

Подсекция 13. *Trigonophyllon* Fed. — 6 видов. Тип подсекции *C. dzyschrica* Kolak. Исследована *C. autraniana* Albov.

Главный побег остается вегетативным. Репродуктивные облиственные удлиненные побеги появляются на третий год из боковых розеток. Полициклические побеги имеют плагиотропную корневищную часть и иногда

придаточные корни. Ко времени цветения верхушка главного побега иногда отмирает (рис. 1, *I*, *13*). Стержневой корень сохраняется долго. Поликарпики.

Подсекция 14. *Symphyandriformes* (Fom.) Fed. — 11 видов. Тип подсекции *C. kolenatiana* G. A. Mey. Исследованные виды *C. ossetica* Bieb., *C. raddeana* Trautv., *C. kemulariae* Fom., *C. choziatowskyi* Fom.

Удлиненные репродуктивные побеги вырастают обычно на второй-третий годы жизни из боковых почек и из центра главной розетки. Иногда боковые побеги зацветают, а главный отмирает. На гипокотиле развивается много почек, дающих начало гипогеогенным корневищам и новым побегам, обеспечивающим возобновление. Взрослые растения имеют довольно толстые корневища. Побеги полициклические. Поликарпики.[4]

Подсекция 16. *Scapiflorae* (Boiss.) Fed. — 26 видов. Тип подсекции *C. ciliata* Stev. Исследованные виды: *C. tridentata* Schreb., *C. biebersteiniana* Roem. et Schult., *C. aucheri* A. DC., *C. saxifraga* Bieb., *C. bellidifolia* Adam., *C. anomala* Fom., *C. chamissonis* Fed.

Растения моноподиально ветвящиеся с розеточными многолетними скелетными побегами, оси которых погружены в субстрат (рис. 1, *I*, *16*). У некоторых видов корневище маловетвистое, у других — сильно ветвится и многоглавое. Стержневой корень сохраняется долго. Поликарпики.

Подсекция 17. *Rupestres* (Boiss.) Fed. — 6 видов. Тип подсекции *C. petrophila* Rupr.

Схема ветвления такая же, как в секции 16, но базальные части побегов не погружены в почву, а значительно возвышаются, имея вид колонковидного надземного деревянистого корневища, увенчанного розетками листьев и облиственными репродуктивными побегами (рис. 1, *I*, *17*).

Подсекция 18. *Hypopolion* Fed. — 1 вид. Тип подсекции *C. hypopolia* Trautv.

Моноподиально ветвящееся растение. Главный побег полегает. На гипокотильной части побега развиваются гипогеогенные корневища. Из пазух семядолей и нижних листьев развиваются боковые побеги — ди- и полициклические (рис. 1, *I*, *18*). В первые годы стержнекорневое растение, затем главный корень замещается придаточными. Поликарпик.

Подсекция 19. *Heterophylla* (Nym.) Fed. — 6 видов. Тип подсекции *C. rotundifolia* L. Исследованные виды: *C. langsdorffiana* Fisch., *C. kladniana* (Schur.) Witasek., *C. polymorpha* Witasek.

Моноподиально ветвящееся растение. Главный побег остается укороченным и вегетативным и со временем отмирает (рис. 1, *I*, *19*). Боковые побеги удлиненные, облиственные, зацветают в первый же год жизни растения. Дальнейшее возобновление происходит за счет боковых закрытых почек. Главный стержневой корень заменяется придаточными. У многих видов имеются также гипогеогенные корневища.

Секция 2. *Rapunculus* (Fourr.) Boiss.

Подсекция 1 — 16 видов. Тип подсекции *C. rapunculus* L.

Жизненные формы видов этой подсекции относятся к трем разным типам. Наиболее своеобразен *C. lactiflora* Bieb. Семядоли у него — мелкие яйцевидные, без выемки на верхушке, что отличает его от всех исследованных видов рода. У проростков всегда хорошо выражен эпикотиль, все междоузлия удлиненные. Розеточных побегов этот вид никогда не образует, что отличает его от всех других видов *Campanula* и даже от других родов, входящих в колено *Campanuleae*. *C. lactiflora* — безрозеточное симподиально ветвящееся растение с монокарпическими моноциклическими побегами (рис. 1, *II*, *1*). В течение всей жизни сохраняются стержневой корень и короткое горизонтальное корневище, образованное базальными частями побегов.

---

[4] Подсекция 15 не исследовалась.

Другой тип жизненной формы у *C. stevenii* Bieb., *C. persicifolia* L., *C. patula* L., *C. abietina* Griseb. et Schenk. и *C. rapunculus* L. Проростки имеют чрезвычайно укороченный эпикотиль, все листья первого года жизни розеточные. Из пазух нижних листьев, а также из гипокотиля в первый год развиваются боковые побеги с короткой плагиотропной корневищной частью. Их много у *C. abietina* и *C. patula* (I группа). На второй год зацветают главный и боковые побеги. *C. patula*, *C. rapunculus* и *C. abietina* после цветения отмирают. В редких случаях несколько боковых розеток могут сохраниться. Кистекорневые растения. У *C. persicifolia* (III группа) ко времени цветения образуется много боковых укороченных побегов. После отмирания главного побега боковые розеточные побеги, имеющие собственную корневую систему, отделяются от материнского растения. У *C. stevenii* (II группа) имеются удлиненные корневищные побеги, новые многолетние партикулы появляются на значительном расстоянии от материнского растения. Таким образом, в этой подсекции собраны виды, имеющие разные схемы ветвления. Поликарпики и монокарпики (рис. 1, *II*, *1*).

Подсекция 2. *Rotula* Fed. — 1 вид. Тип подсекции *C. carpatica* Jacq.

Симподиально ветвящееся полурозеточное корневищно-кистекорневое растение. Обильно ветвится и зацветает в первый же год. Возобновление осуществляется за счет боковых пазушных почек и гипогеогенных корневищ. Поликарпик.

Подсекция 3. *Melanocalyx* Fed. — 1 вид. Тип подсекции *C. uniflora* L.

Моноподиально ветвящееся полурозеточное растение. Кистекорневое с придаточными корнями. Зацветает обычно в первый же год. Поликарпик.

Подсекция 4. *Odontocalyx* Fed. — 1 вид. Тип подсекции *C. lasiocarpa* Cham.

Полурозеточное, симподиально нарастающее кистекорневое растение. В первый год жизни развиваются удлиненные репродуктивные побеги, сначала боковые, а затем центральный. Побеги частично полегают, образуют гипогеогенные корневища и придаточные корни. Зимует с открытыми почками, которые без защиты снега погибают. Малолетник.

Итак, даже краткие характеристики секций и подсекций, которые даны в этой статье, показывают многообразие жизненных форм видов *Campanula* флоры СССР. Большинство относится к многолетним травянистым растениям, некоторые являются однолетниками (подсекция 7. *Annuae*), имеются и полудревесные растения (подсекция 17. *Rupestres*). Несмотря на огромное разнообразие, жизненные формы соответствуют подразделениям таксономической системы рода, разработанной Ан. А. Федоровым. В 21 исследованной подсекции Федоров объединил виды, принадлежащие к одному типу жизненной формы. Исключение составила только подсекция 1 секции 2. Такое поразительное структурное единство всех подсекций доказывает естественность всей системы рода. Таксономические характеристики подсекций могут быть дополнены признаками их жизненных форм, что даст в итоге своеобразные комплексы признаков каждой подсекции.

Иногда варианты одной схемы ветвления прослеживаются у нескольких близких подсекций, а переход к другой схеме нередко сопровождается изменением какого-либо существенного таксономического признака. Так, морфологические структуры первых шести подсекций представляют разные варианты единой схемы. У всех их центральный розеточный побег дает начало репродуктивному побегу и отмирает. Различия между секциями заключаются в скорости перехода к цветению, в степени разветвленности главного побега и в отсутствии или наличии боковых открытых почек после отмирания центрального побега. Исследованные виды этих подсекций — монокарпики или малолетники. Настоящих закрытых почек возобновления у них не обнаружено. Для всех этих подсекций характерно наличие придатков в выемках между зубцами чашечки и одинаковое число хромосом: 2n=34.

Следующая подсекция состоит из однолетних видов, у которых число хромосом 2n=20 и 28. Придатки между зубцами чашечки чаще отсутствуют.

Эти данные, а главное — совпадение типов жизненных форм с таксономической системой рода — демонстрируют связь жизненных форм и известных таксономических признаков и, следовательно, наличие корреляций между выделенными признаками жизненных форм и таксономией.

Единственное обнаруженное пока несовпадение касается подсекции 1 секции 2. Эта подсекция представляет собой довольно сложное объединение видов. Как было отмечено в характеристике подсекции, в ней имеется примерно три типа жизненных форм. Многие виды подсекции исследованы цитологически. Выяснилось, что *C. lactiflora* отличается от всех видов рода как по числу (2n=36 — Gadella, 1964), так и по морфологии хромосом. Его серьезные отличия от всех видов рода и даже других родов колена *Campanuleae* по жизненной форме указаны выше. Кроме того, имеются признаки, отличающие цветок *C. lactiflora* от цветка других родов колена. Тычиночные нити у него не расширенные и выделяющийся нектар ими не закрыт. Пыльцевые зерна имеют чаще всего 2 поры, редко три, что также не характерно для рода *Campanula*. Все это позволяет таксономически обособить данный вид. Другие виды этой подсекции принадлежат разным жизненным формам. Они также различаются как по числам хромосом, так и по их морфологии (Gadella, 1964). Гаделла относит их к двум группам, подчеркивая их различие. Вероятно, объем подсекции должен быть в дальнейшем пересмотрен.

Изучение многообразия жизненных форм видов *Campanula* позволяет выделить некоторые общие черты, которые были присущи предковой форме. Так, розеточная фаза и моноподиальное ветвление, несомненно, были характерны уже для исходного типа рода. Как отмечалось ранее (Шулькина, 1975), предку рода была свойственна потребность в достаточном количестве тепла и его равномерном распределении в течение года. По-видимому, это свойство наряду с другими факторами в значительной степени определило эволюцию жизненных форм рода. Следовательно, происхождение, эволюция и расселение видов рода тесно связаны с эволюцией их жизненных форм.

В процессе исследования выяснилось, что, несмотря на значительное разнообразие схем ветвления, типы их повторяются в обеих подсекциях рода. По-видимому, сходство морфологической структуры близких видов можно истолковать как проявление закона гомологических рядов (Вавилов, 1920). Изучение и тщательный анализ огромного многообразия жизненных форм позволили И. Г. Серебрякову (1962) составить их систему и предположить возможность использования закона гомологических рядов для объяснения их изменчивости. Гомологические ряды форм роста были построены Корнером (Corner, 1961) для двух подродов *Ficus*. Гомологические ряды изменчивости различных признаков построены Ан. А. Федоровым (1976) для представителей тропического семейства *Dipterocarpaceae*. Известно много случаев возникновения сходных жизненных форм у представителей разных, часто далеких друг от друга семейств. По-видимому, факты конвергентного возникновения жизненных форм привели некоторых ученых к выводу о неравнозначности их рядов гомологическим рядам Вавилова (Гатцук, 1974). Однако сходство, возникшее в процессе конвергенции, «никогда не бывает полным, так как вся организация в целом никогда не конвергирует» (Шмальгаузен, 1946, с. 440): кактус и молочай легко распознаются по строению цветка даже в том случае, когда оба растения имеют близкие жизненные формы.

При анализе подобия у близкородственных таксонов трудно разделить явления конвергенции и параллелизма. Естественно предположить, что предки близких таксонов обладали рядом сходных черт, позволивших им в процессе эволюции сформировать сходные жизненные формы. Можно строить ряды основных признаков жизненных форм для крупных родов

ТЖФ							
I	C. crispa	C. sibirica	C. punctata	C. alpina	-	C. erinus	C. latifolia
II	C. patula	C. rapunculus	C. abietina		C. persicifolia	-	-
ТЖФ							
I	C. autraniana	C. rotundifolia	C. kemulariae	C. tridentata	C. hypopolia	C. karakuschensis	-
II	-	C. uniflora	C. carpatica	-	-	-	C. lasiocarpa

Рис. 2. Гомологические ряды жизненных форм видов *Campanula* L.

I — секция 1. *Campanula*, *II* — секция 2. *Rapunculus* (Fourr.) Boiss.

На схеме изображен тип жизненной формы (ТЖФ) в период первого цветения, наличие розетки в предшествующие годы показано штриховой линией.

Голарктики, предвидя однако, что эти ряды будут далеко не полные, как уже отметили Дэвис и Хейвуд (Davis, Heywood, 1963).

Ряды, построенные для двух секций *Campanula* (рис. 2), также не одинаковы; ряд секции 2 менее полный, чем секции 1. Возможно, что недостающие звенья еще не найдены или же виды, обладавшие этими жизненными формами, вымерли. Косвенным подтверждением этого могут быть малочисленность и изолированность существующих подсекций рода. Гомологические ряды жизненных форм отражают естественные связи внутри таксона, поэтому хиатусы в ряду жизненных форм соответствуют хиатусам таксономическим.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. (1920). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — Гатцук Л. Е. (1974). К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXXIX, 3. — Голубев В. Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М. — Майр Э. (1974). Популяции, виды и эволюция. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Серебряков И. Г., Т. И. Серебрякова. (1969). Жизненные формы покрытосеменных и их эволюция в отдельных систематических группах. Бот. ж., 54, 9. — Серебряков И. Г., Т. И. Серебрякова. (1972). Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений. Бот. ж., 57, 5. — Серебрякова Т. И. (1974). К вопросу об эволюционных взаимоотношениях древесных и травянистых жизненных форм цветковых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 3. — Серебрякова Т. И., Т. Н. Кагарлицкая. (1972). Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica* L. секции *Pseudolysimachium* Koch. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXXVII, 6. — Тахтаджян А. Л. (1959). Эволюция в терминах кибернетики и общей теории игр. Тез. докл. 2-го совещ. по применению матем. методов в биологии. Л. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Толмачев А. И. (1957). К истории развития и географического распространения рода *Draba L.* Бот. ж., 42, 9. — Федоров Ан. А. (1957). *Campanulaceae* Juss. Флора СССР, XXIV. — Федоров Ан. А. (1958). О флористических связях Восточной Азии с Кавказом (на примере изучения рода *Pyrus* L. s. str.). Матер. по истории флоры и растит. СССР, III. — Федоров Ан. А. (1976). Закон гомологических рядов Н. И. Вавилова и видообразование во влажных тропиках. Изв. АН СССР, сер. биол., 5. — Фомин А. (1905). *Campanulaceae.* Матер. для флоры Кавказа, ч. IV. — Харадзе А. Л. (1949). Опыт систематики кавказских видов рода *Campanula* L. секции *Medium* A. DC. Заметки по систем. и геогр. раст. Инст. бот. АН Груз. ССР, Тбилиси, 14. — Харадзе А. Л. (1970). К флорогенезу кавказских колокольчиков. Заметки по систем. и геогр. раст. Инст. бот. АН Груз. ССР. Тбилиси, 28. — Шмальгаузен И. И. (1946). Проблемы дарвинизма. — Шулькина Т. В. (1974). Морфология проростков у представителей рода *Campanula* L. флоры СССР. Бот. ж., 59, 3. — Шулькина Т. В. (1975). Особенности сезонного развития некоторых видов рода *Campanula.* Бот. ж., 60, 1. — Юрцев Б. А. (1976). Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники. Тр. МОИП, XLII. — Babcock E. B. (1947). The genus *Crepis.* Univ. Calif. Publ. Bot., 21. — Böcher T. W. (1960). Experimental and cytological studies on plant species. V. The *Campanula rotundifolia* complex. Biol. Skrift. Kong. Danske Videnskab. Selskab., 11, 4. — Boissier E. (1875). Flora orientalis, III. — Corner E. J. H. (1961). Evolution. In: A. M. Macleod a. L. S. Cobley. Contemporary Botanical Thought. Edinburgh. — Davis P. H., V. H. Heywood. (1963). Principles of Angiosperm Taxonomy. — De Candolle A. (1830). Monographie des *Campanulées.* — Fedorov An. a. M. Kovanda. (1975). *Campanula L.* Flora Europaea, IV. — Fernandes R. (1962). Notas sobre algumas especies do genero *Campanula* L. Bol. Soc. Brot., 36. — Gadella Th. W. J. (1962). Some cytological observations in the genus *Campanula.* Proc. Roy. Neth. Acad. Sci., Ser. C, 65 (3). — Gadella Th. W. J. (1963). Some cytological observations in the Genus *Campanula* L. № 189—191. Mededelingen von het Botanisch Museum to Utrecht. — Gadella Th. W. J. (1964). Cytotaxonomic studies in the genus *Campanula.* Wentia, 11. — Meusel H. (1951). Die Bedeutung der Wuchsform für die Entwicklung der natürlichen Systeme der Pflanzen. Feddes Repertorium, 54, 2/3. — Meusel H. (1952). Über Wuchsformen, Verbreitung und Phylogenie einiger mediterran-mitteleuropäischer Angiospermen-Gattungen. Flora, 139, 3. — Schönland S. (1894). *Campanulaceae.* In: Engler u. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, T. IV. Abteilung 5. — Tischler G. (1950). Die Chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas's.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 III 1977·

SUMMARY

The variety of life forms types has been established among species of the genus *Campanula*. It was found that subsections of the genus are composed of species pertaining to one or several close types of life forms, which proves the unity of subsections and the naturalness of the whole system of the genus. The only exception is the subsection 2 (section I), where species belonging to different types of life forms are united. The volume of this subsection can be revised. The study of the establishment of life forms enabled us to isolate some common features the combination of which constitutes the initial model of a taxon. Thus the rosette phase was undoubtedly characteristic already of the initial type, as well as monopodial ramification and increased demand for equability of warmth.

Homological rows of life forms in which the shoot structure model is chosen as the main character have been drawn for two sections of the genus.

УДК 582.677.1 : 551.78 (571.1)

М. Г. Горбунов

МАГНОЛИЯ ИЗ ТРЕТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

M. G. GORBUNOV. MAGNOLIA FROM THE TERTIARY DEPOSITS OF WESTERN SIBERIA

По редко встречающимся отпечаткам листьев описывается новый вид листопадной *Magnolia compassica* Gorbunov sp. n. из линзы нижнемиоценовых озерных глин обнажения Белый Яр, находящегося в урочище Компасский Бор в среднем течении р. Тым. Обсуждаются другие находки остатков рода магнолия в третичных отложениях Западной Сибири.

Род магнолия принадлежит к группе примитивных растений среди современных покрытосеменных и, вероятно, ведет свое начало с позднего мезозоя. Таким образом, в настоящее время этот род — один из немногих свидетелей давно угасшей растительной жизни. Подробное и всестороннее изучение таких растений, по мнению А. Л. Тахтаджяна (1961, с. 60), «имеет исключительно большое значение для понимания путей эволюции покрытосеменных». Наибольший интерес в этом отношении представляли бы нахождение и исследование остатков магнолии в слоях позднего мезозоя. К сожалению, в меловых отложениях среди остатков покрытосеменных преобладают отпечатки листьев, отнесение которых к современным родам часто мало обосновано.

Нахождение в третичных отложениях почти всего северного полушария остатков магнолии в виде семян, пыльцы, отпечатков листьев, особенно на обширных территориях, на которых она теперь не растет, представляет в основном ботанико-географический и геолого-стратиграфический интерес. Изучение их необходимо для выяснения истории становления современных видов магнолии, понимания последовательности смены флор и растительности во времени, палеоклиматических условий, а также прошлых связей между двумя областями современного произрастания магнолии: на юго-востоке Азии и юге Северной Америки. Что касается третичных видов магнолии из пределов Западно-Сибирской равнины, то находки ее остатков здесь все еще сравнительно немногочисленны, особенно редки достоверные отпечатки листьев.

Описываемые в настоящей статье листья магнолии найдены в обнажении Белый Яр, находящемся в урочище Компасский Бор на правом берегу среднего течения р. Тым. Урочище представляет собой речную террасу высотой 9.5—15 м над уровнем реки, в цоколе которой залегают третичные отложения. Многочисленные отпечатки листьев деревьев и кустарников (среди них и описываемые листья магнолии), лигнитизированные семена, плоды, пыльца и панцири диатомовых водорослей находятся в темно-серых пластичных глинах, слагающих линзу длиной 160 м с наибольшей мощностью 6.2 м. Линза, представляющая собой отложения небольшого озера типа речной старицы, находится на расстоянии 215—375 м от нижнего конца обнажения Белый Яр (рис. 1). Она залегает в толще рыхлого третичного песка, который на уровне реки подстилается слоем своеобразного конгломерата, состоящего из крупных



Рис. 1. Обнажение Белый Яр в урочище Компасский Бор на правом берегу р. Тым (участок между 225—430 м от нижнего конца обнажения; фот. 1975 г.).

Под слоем четвертичного террасового песка (*светлое, вверху*) залегает линза нижнемиоценовых озерных глин (*темное, внизу*) с листьями и другими остатками растений (между 215—375 м).

глыб и различной величины окатышей (галек) бурого угля, третичной глины разных оттенков и обломков лигнитизированной древесины. По особенностям литологии, цвету, характеру отдельностей и распределению листьев озерные глины разделены нами на несколько пачек. Их положение показано на геологическом разрезе, составленном в средней части линзы, в 85 м от ее нижнего конца. Очень редкие гальки бурого угля, найденные в самом основании озерных глин и глинах «плиты», по нашему мнению, указывают на геологическую одновозрастность озерных глин и подстилающих речных песков и конгломерата, содержащих в большом количестве гальки и большие глыбы бурого угля (рис. 2).

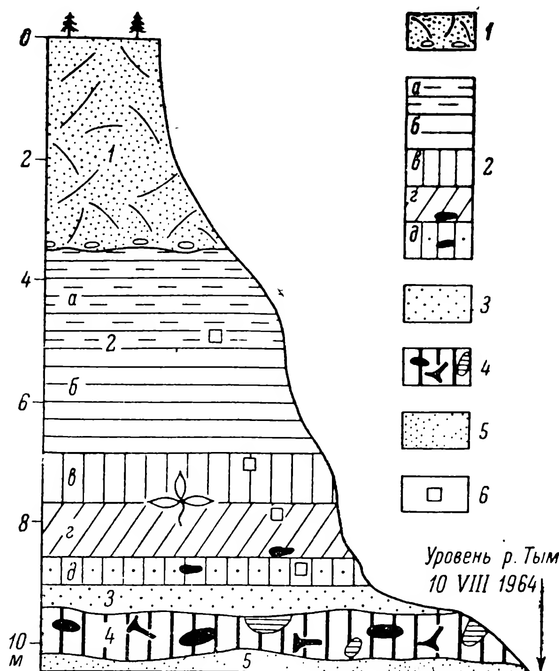


Рис. 2. Геологический разрез обнажения Белый Яр на р. Тым.

Составлен по канаве № 16, 1964 г., на расстоянии 300 м от нижнего конца обнажения или в 85 м от нижнего конца линзы озерных глин.

1 — песок террасовый, с редкой кварцевой галечкой в основании (Q_3), мощность 3.5 м; *2* — глина озерная, серая, с листьями тафофлоры Компасский Бор (N_1), мощность 5.45 м. Состоит из слоев (*сверху вниз*): *а* — глина коричневато-серая, вязкая, мелкоплитчатая, толщина 1.5 м; *б* — глина слабо алевритистая, светло-серая, более плотная, с отпечатками листьев, толщина 1.8 м; *в* — глина слабо алевритистая, темно-серая, плотная, толстоплитчатая, с многочисленными отпечатками листьев, толщина 0.8 м; *г* — глина темно-серая, плотная, массивно плитчатая, с массой листьев, толщина 0.9 м; *д* — глина серая (в сухом виде светло-серая), алевритистая, плотная, с небольшим количеством листьев, толщина 0.45 м (залегает в виде массивной «плиты» в основании озерных глин); *3* — песок речной, средне- и мелкозернистый, с массой мелких окатышей (галек) коричневато-серой глины (N_1), мощность 0.43 м; *4* — конгломерат углисто-глинистый, состоит из глыб и более мелких окатышей (галек) бурого угля (*черное*), плотной глины (*горизонтальная штриховка*), древесины (в виде обломков стволов), сцементированных голубовато-зеленоватой глиной (N_1), мощность 0.8 м; *5* — песок (подконгломератовый) мелко- и среднезернистый, слабо слюдистый, плотный, глинистый (Pg_3^3), мощность 0.25 м (до уровня воды в р. Тым 10 августа 1964 г.); *6* — местоположение образцов озерной глины (номера образцов сверху вниз: 5, 2, 4, II), изученных палеомагнитным методом (Горбунов, Поспелова, 1966).

Подробное описание геологии всего урочища опубликовано в отдельном очерке (Горбунов, 1962). Взаимоотношение слоев с флорой Компасский Бор (озерные глины, подстилающие их речные пески и углисто-глинистый конгломерат) и более древних толщ (олигоценовые пески и морские глины эоцена), лежащих ниже уровня р. Тым, показано на геологическом разрезе в статье М. Г. Горбунова (1970). В настоящее время в связи с размывом до самого подножия берегового обрыва (яра) широкой платформы, сложенной конгломератом, кровля подконгломератовых (верхнеолигоценовых) песков хорошо обнажена на бечевнике р. Тым в месте выхода озерных глин и на прилегающих участках Белого Яра. Тафофлору Компасский Бор с р. Тым по палеоботаническим и геологическим данным мы относим к нижнему миоцену.[1] Но каких-либо остатков фауны млекопитающих животных в континентальных третичных отложениях не только в урочище, но и на территории всей восточной и северной части Западно-Сибирской равнины до сих пор не найдено.

Листья магнолии в глинах Белого Яра встречаются редко и представлены в коллекции одним отпечатком (с противоотпечатком) целого листа и несколькими фрагментами. Может быть, к этому роду принадлежат и некоторые другие обрывки, но доказать это затруднительно при отсутствии у листьев магнолии специфически характерных морфологических особенностей. Все листья сохранили на поверхности фитолейму — обугленное вещество листа в виде пленки черного цвета, очень плотно прилегающей к глине. Образцы хранятся в Палеонтологическом музее Томского государственного университета (ПМ ТГУ).

ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

Magnoliaceae

Magnolia L.

В третичном периоде Западной Сибири род был представлен несколькими видами, установленными по остаткам семян и пыльцы. Ниже описываются листья нового вида.

Magnolia compassica Gorbunov sp. nov.

Табл. I; табл. II, *1*, *2* (см. вклейки); рис. 3

Голотип. ПМ ТГУ, обр. 5, 5а (отпечаток листа с противоотпечатком) из обнажения Белый Яр в урочище Компасский Бор на р. Тым.

Исследованные образцы. Листья из озерных глин Белого Яра, собранные М. Г. Горбуновым: обр. 1—4 (1946 г.); обр. 5—10 (1952 г.); обр. 11, 12 (1964 г.); обр. 13 (1975 г.)

Диагноз. Листья овальные, в основании тупоклиновидные или закругленные, вверху плавно округленно суженные, с короткой верхушкой, цельнокрайние, тонкие; центральная жилка внизу толстая, к вершине сильно утонченная; боковые жилки очередные, реже супротивные, прямые или слегка извилистые, у края вильчато разветвленные или цельные, дуговидно соединенные друг с другом; третичные жилки тонкие, цельные или вильчато разветвленные в середине полей, с боковыми образуют прямые или очень тупые углы; сеть в виде угловатых ячеек разной величины.

Описание. Небольшое количество образцов и наличие среди них только одного целого листа не позволяют выяснить всю полноту пределов изменчивости размеров, формы, всех деталей жилкования и другие особенности листьев этого растения.

Целый лист, являющийся типом вида, имеет длину 13.5 и ширину 7 см, длина сохранившейся части черешка равна 1.9 см (табл. I; рис. 3). Ли-

[1] А. Л. Тахтаджян (1961; с. 82) предложил называть тафофлорой «совокупность погребенных и фоссилизировавшихся в каком-либо пункте растительных остатков».

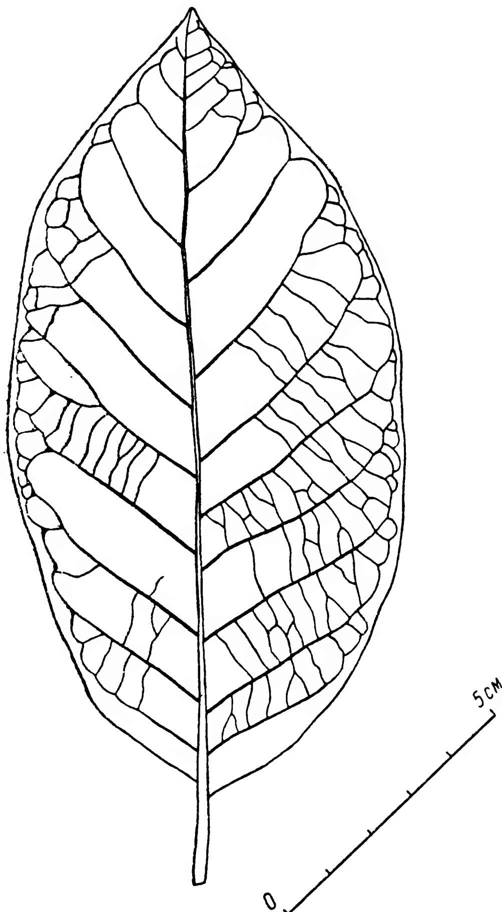


Рис. 3. *Magnolia compassica* Gorbunov sp. n. Целый лист (без фитолеймы).

Рисунок с противоотпечатка (обр. 5а) голотипа, изображенного на табл. 0.77 нат. вел.

стовая пластинка очень тонкая, вследствие чего на отпечатке окончание боковых жилок, третичные жилки и сеть просматриваются с трудом. Но при увеличении, и особенно при очень косом освещении, они хорошо различимы. На рис. 3, сделанном по фотографии с противоотпечатка голотипа, мы смогли изобразить прохождение наиболее заметных жилок. Возможно, что описываемый лист происходит из сильно затененной части кроны дерева.

Боковые жилки в количестве 10 пар, отходят в очередном порядке, в средней части листа под углами 50—55°, в основании угол выполаживается до 60—65°, а ближе к вершине листа уменьшается до 40—45°. Жилки, отстоящие друг от друга приблизительно на равном расстоянии, прямые или немного извилистые, проходят параллельно между собой, у края листа сильно утончаются. Отдельные жилки вильчато разветвляются вблизи края. Но большинство жилок у края листа несколько раз слегка коленообразно изгибается вверх, а затем соединяется с выше расположенной боковой жилкой, образуя широкую, слегка угловатую, иногда округлую дужку. От мест перегиба с наружной стороны дужек отходят тонкие и короткие веточки, образующие вдоль края несколько округло-угловатых петель разной величины. Третичные жилки нечастые, извилистые, цельные или вильчато-разветвленные в середине полей, от боковых отходят под прямыми или очень тупыми углами. Большие прямоугольные или несколько скошенные ячейки, образованные жилками третьего порядка, заполнены сетью неправильно угловатых петель разной величины из тонких нервилл.

Поврежденный лист, изображенный на табл. II, *1*, имеет более сильное жилкование описанного типа. Особенно хорошо выражены здесь разветвление боковых жилок и их соединение друг с другом у края листа (табл. II, *1a*). В самом низу этого отпечатка, с левой стороны, видны части двух боковых жилок, проходящих очень полого и горизонтально, что, вероятно, объясняется округлой формой основания листа.

Обломок ширококлиновидного основания листа, изображенный на табл. II, *2*, имеет сильный, заметно расширенный к нижнему концу черешок длиной до 3 см. Принадлежность этого образца к описываемому виду доказывается прохождением боковых жилок на разных расстояниях друг от друга (основания двух жилок на левой стороне листа сближены до 3 мм), что наблюдается и у современной листопадной *Magnolia acuminata* L. (Hough, 1960, p. 204).

Сравнение. Среди описанных по отпечаткам листьев с территории СССР ископаемых форм рода *Magnolia*, согласно недавно опубликованному обзору, только 14 видов признаются достоверными как магнолии

(Имханицкая, 1974). Среди них всего несколько листопадных форм могут быть сравнены с листьями *M. compassica*.

Вид *M. mirabilis* Kolak. (Колаковский, 1959) имеет другой характер третичного жилкования, а также меньшее количество далеко отстоящих друг от друга боковых жилок. Листьям *M. tanai* Imch. (Имханицкая, 1974) свойственна другая форма пластинки — закругленная у верхушки и, вероятно, постепенно суженная в основании. Широко распространенный северный вид *M. inglefieldii* Heer из палеоцена Гренландии был описан по фрагментарным отпечаткам листьев (Heer, 1868). Для них характерны редко расставленные извилистые и разветвляющиеся далеко от края боковые жилки. Сравнение с некоторыми другими видами затруднительно из-за недостаточной сохранности отпечатков листьев, принятых в качестве типов этих видов.

Листья *M. compassica* с р. Тым по форме, величине и всем особенностям прохождения жилок имеют поразительное сходство с листьями современной *M. acuminata* L. (огуречное дерево), растущей на востоке Северной Америки (Harlow, Harrar, 1950). Поэтому их можно было бы рассматривать в качестве ископаемой формы или разновидности (var. *fossilis*) этого современного вида. Но, учитывая географическую удаленность Компасского Бора от территории произрастания современной *M. acuminata* и следуя палеоботаническому обычаю, мы описываем листья с р. Тым в качестве нового ископаемого вида. При этом учитываем и тот факт, что среди семян магнолии, найденных в третичных слоях Компасского Бора, не было описано форм, сходных с семенами современной *M. acuminata* (Дорофеев, 1963).

З а м е ч а н и я. В озерных глинах Белого Яра вместе с листьями в большом количестве встречаются пыльца и споры. Среди них В. В. Зауер (1956 : 229, табл. IV, фиг. 10*а*, *б*) определила и описала пыльцу *Magnolia* sp. 2. По ее мнению, она сходна с пыльцой современного вида *M. kobus* DC. из Японии.

Семена магнолии в линзе озерных глин не найдены. Но они изредка встречаются среди растительного детрита в песках, подстилающих озерные глины. По ним П. И. Дорофеев (1963) определил 2 вида: *M.* cf. *obovata* Thunb., произрастающую сейчас в Японии и на юге Курильских островов, и новый вид *M. parvisperma* Dorof. По его мнению, семена нового вида сходны с семенами четырех современных листопадных видов из Японии, Кореи, Гималаев и Индии.

Таким образом, произрастание магнолии в районе Компасского Бора в третичном периоде доказывается листьями, семенами и пыльцой.

На образце с голотипом (табл. I, вверху справа) видна нижняя часть листа с черешком *Populus attenuata* A. Br. (Heer, 1856), лежащего в глине несколько ниже листа магнолии. По мнению Гантке (Hantke, 1954, с. 54), листья типа «attenuata», возможно, являются только листовой формой широко распространенного вида *P. latior* A. Br. Листья этого вида в озерных глинах Белого Яра встречаются в большом количестве совместно с описываемыми отпечатками магнолии.

К ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ РОДА МАГНОЛИЯ В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Относительно небольшое семейство магнолиевых состоит из 12 родов и около 210 видов деревьев и кустарников с опадающими или вечнозелеными листьями (Тахтаджян, 1966). На территории Западной Сибири в третичном периоде произрастали 2 рода: *Magnolia* L. и *Liriodendron* L. (тюльпанное дерево). Вероятно, существовали и некоторые другие роды, но их достоверные остатки не обнаружены.

В роде магнолия около 70 современных видов, из которых 20 произрастают на юго-востоке и юге Северной Америки, в Центральной Америке и 50 видов в Юго-Восточной Азии. Большинство видов распространено

в тропическом поясе и субтропической зоне северного полушария. Только немногие листопадные виды на севере заходят в зону с умеренным и даже прохладным климатом — до юга Канады на востоке Северной Америки и в Восточной Азии до Южно-Курильских островов (Родионенко, 1954).

В Западной Сибири магнолия ведет свое начало с мела. Из верхнемеловых отложений по отпечаткам листьев из 5 местонахождений было описано 4 вида: *M. inglefieldii* Heer, *M. auriculata* Newb. (M.? *palaeoauriculata* Imch. nom. nov.), *M. alternans* Heer, *M. lacoeana* Lesq., *Magnolia* sp. (Криштофович, 1933; Лебедев, 1955, 1962; Байковская, 1957; Имханицкая, 1974). По мнению Н. Н. Имханицкой (1974), по-иному определившей образцы И. В. Лебедева, из числа названных видов должна быть исключена только *M. lacoeana* как не принадлежащая к роду магнолия.

Первая попытка установить род магнолия в третичных отложениях Западной Сибири по отпечаткам листьев была сделана В. А. Хахловым (1931). Но отпечаток из верхнеолигоценовых глин у бывшей дер. Реженка, описанный им как *Magnolia* sp., в действительности представляет собой нижнюю часть листа *Sassafras ferretianum* Massalongo. Следующее описание отпечатка листа под названием *M. spectabilis* Knowlton опубликовал Л. В. Введенский (1933) из олигоценовых глин у с. Антропово на р. Тавде. Но совершенно неудовлетворительное изображение и плохая сохранность образца не позволяют судить о достоверности родового определения. Однако существование магнолии в районе с. Антропово устанавливается обломками семян *Magnolia* sp., определенными П. И. Дорофеевым (1963). Произрастание магнолии в миоцене у с. Екатерининского на правом берегу р. Иртыша в районе г. Тары, первоначально установленное А. Н. Криштофовичем и М. И. Борсук (1939) по обрывку листа (*Magnolia* sp.), подтверждено остатками семян из того же местонахождения (находка и определение В. П. Никитина в 1959 г.). Вид *M. sibirica* Chach., описанный В. А. Хахловым (1948) из обнажения миоценовых глин на левом берегу р. Уй (правый приток р. Иртыша), находящегося против д. Короленко (старое название д. Золотой Буерак), был основан на отпечатке листочка, который имеет зубчатый край и является частью сложного листа *Juglans sibirica* (Chach.) Gorb. Обломок нижней части листа из третичных отложений у пос. Соболевского на правом берегу р. Кеми (левый приток р. Енисея), названный А. Р. Ананьевым (1948) *M. primigenia* Ung., очень фрагментарен, и потому нет уверенности в принадлежности его к данному роду.

Приведенный обзор свидетельствует, что почти все попытки определить род магнолия в Западной Сибири по листьям были ошибочными или основаны на очень плохих отпечатках и потому мало достоверны. Таким образом, отпечатки из Компасского Бора и особенно образец целого листа представляют собой наиболее достоверную находку листьев магнолии в третичных отложениях Западно-Сибирской равнины.

Семена магнолии впервые были открыты в 1946 г. в неогеновых глинах у с. Вороново на левом берегу р. Оби. Они были отнесены к современному виду *M. kobus* DC. (Никитин, 1948, фиг. 13), произрастающему в Японии и Корее. Этим было твердо установлено существование данного рода в Западной Сибири в третичном периоде.

В результате дальнейшего изучения семенных флор с территории Западно-Сибирской равнины были найдены семена магнолии в ряде других обнажений и в материалах буровых скважин. По данным П. И. Дорофеева (1963), семена этого рода представлены в них 8 видами. Из них 6 видов он считает новыми, а 2 формы семян относит к современным видам *M.* cf. *kobus* DC. и *M.* cf. *obovata* Thunb. Среди новых видов П. И. Дорофеев (1974) не отмечает семян, сходных с семенами современной *M. acuminata*. Эти семена он определил в 7 местонахождениях. Как нам сообщил В. П. Никитин, семена магнолии встречены еще в 32 скважинах, расположенных в основном на территории Томской и Новосибирской областей (между 54° и 60° с. ш.). При этом наиболее древние находки сделаны в континенталь-

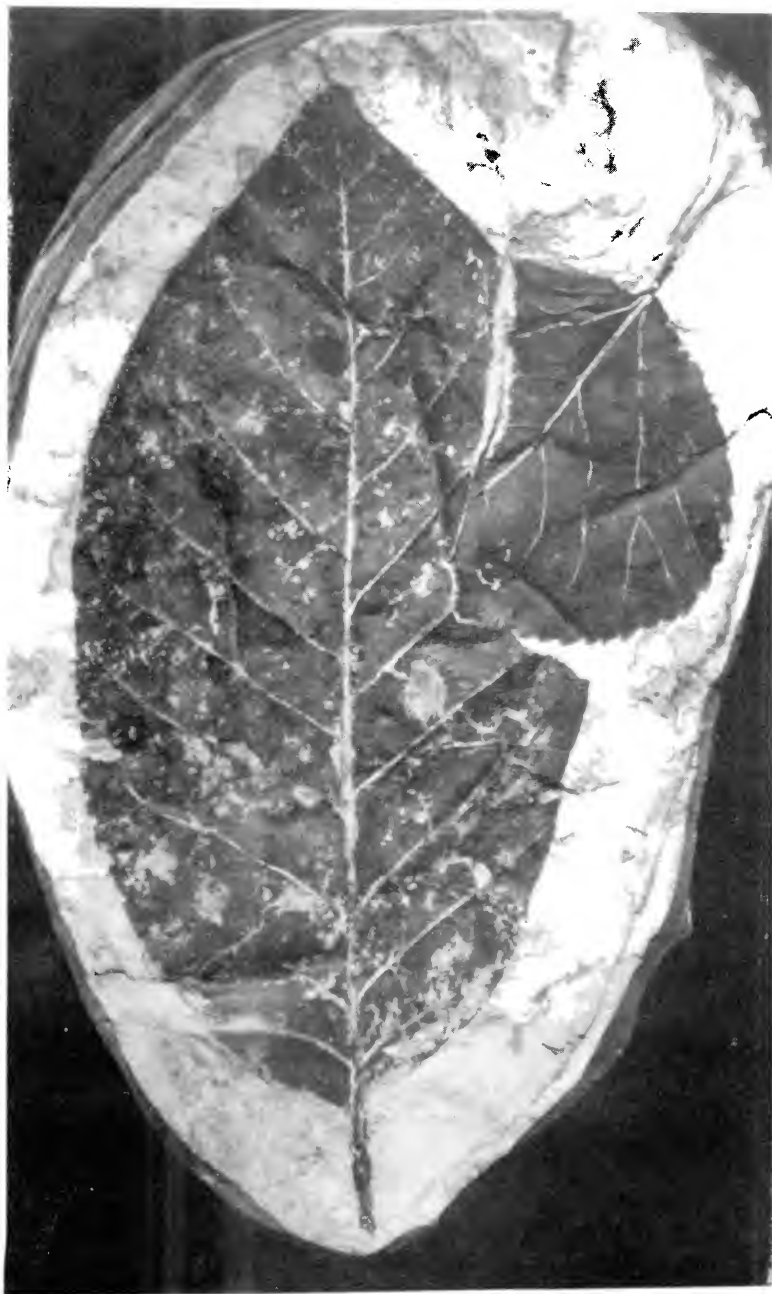


Таблица I

Magnolia compassica Gorbunov sp. n.

Целый лист (голотип, обр. 5) с пленкой (фитолеймой) углистого вещества листа. *Вверху справа* видно основание листа с длинным черешком *Populus attenuata* A. Br., лежащего в гл несколько ниже листа магнолии.







Таблица II

Magnolia compassica Gorbunov sp. n.

1 — лист, вероятно, с округлым основанием; *1a* — детали жилкования у правого края листа ×2); *2* — ширококлиновидное основание листа, с толстым черешком до 3 см длины *1*, *2* — нат. вел.).

ных отложениях, залегающих внутри морской чеганской свиты, относимой к нижнему олигоцену.[2]

Несомненно область распространения третичных видов магнолии простиралась далеко к югу от указанной полосы. На территории Казахстана остатки этого рода описывались из меловых и третичных отложений (Корнилова, 1966). К северу от 60-й параллели, на территории Западно-Сибирской равнины, магнолия определялась только по остаткам пыльцы. Из олигоценовых отложений северных районов К. А. Любомирова (1973) по пыльце описала 9 новых видов этого рода. Среди них вид *M. acuminatiformis* Lubom. из обнажения на р. Арка-Есета-Яха (Тазовский полуостров) «обнаруживает близкое сходство по всем особенностям строения с пыльцой современного североамериканского вида *M. acuminata* L.» (Любомирова, 1973, с. 194). Пыльца этого ископаемого вида найдена еще в 6 пунктах Западной Сибири в нижней части третичной континентальной серии, но ни местоположение, ни названия этих местонахождений К. А. Любомировой не указаны.

Во всех местонахождениях семена магнолии встречаются в небольшом количестве. Пыльцы магнолии в каждом местонахождении также сравнительно немного. По-видимому, это связано с тем, что магнолия в третичных лесах Западно-Сибирской равнины не образовывала чистых насаждений, а произрастала одиночно или в виде сравнительно небольших групп среди древесных и кустарниковых растений. Этим же объясняется и небольшое количество остатков листьев *M. compassica* в озерных глинах Белого Яра на р. Тым. Примечательно, что и современный родственный вид *M. acuminata* в смешанных листопадных лесах на востоке Северной Америки не входит в число главных доминантов. В наиболее благоприятных условиях в центральной части ареала эта магнолия в лесных сообществах составляет 0.4—6.5 % (среднее 1.6—4.6%) и только редко доходит до 8.1—18.2% от общего числа деревьев, образующих леса на участках с разными условиями (Braun, 1964). Но к северу она постепенно уменьшается в количестве и у пределов своего распространения становится редкой и более низкорослой (Hosie, 1973).

Остановимся еще на одной палеогеографической особенности, связанной с находкой листьев *M. compassica* на р. Тым. Изучение озерных глин с листьями палеомагнитным методом показало, что в эпоху существования флоры Компасский Бор — в раннем миоцене — эта местность находилась на 42° северной палеошироты. Соответственно палеомагнитный полюс для той же эпохи располагался на северном берегу Канады, вблизи м. Батерст, в районе 70° с. ш. и 230° долготы (Горбунов, Поспелова, 1966). Северная граница ареала современной *M. acuminata* в Канаде находится на 43-й параллели. Таким образом, наблюдается совпадение между положением места произрастания ископаемого вида *M. compassica* в Западной Сибири и северной границей распространения ее живого аналога в Северной Америке в настоящее время. Отражаются ли в этом более глубокие палеогеографические взаимосвязи или это только случайное совпадение, можно решить в результате открытия на севере равнины слоев с остатками магнолии (листья, семена), аналогичных по возрасту слоям Компасского Бора, и изучения их палеомагнитным методом. Геологическое распространение пыльцы вида *M. acuminatiformis* на севере ограничено более древними отложениями (Любомирова, 1973, с. 193).

Современная *M. acuminata*, называемая иногда горной магнолией, произрастает в горных районах на востоке Северной Америки, в широколиственных, листопадных лесах вместе с многими другими древесными видами. Среди них главными являются *Fagus grandifolia* Ehrh., *Liriodendron tulipifera* L., *Tilia heterophylla* Vent., *Acer saccharum* Marsh., *Castanea dentata* Borkh., *Aesculus octandra* Marsh., *Quercus borealis* Michx. и др. К дополнительным, более или менее обильным видам, к которым относится и *Magnolia acuminata* L., принадлежат *Betula lenta* L., *B. lutea* Michx.,

---

[2] Письменное сообщение В. П. Никитина от 2 апреля 1972 г.

Acer rubrum L., *Fraxinus americana* L., *Nyssa sylvatica* Marsh., *Juglans nigra* L., *Carya ovata* (Mill.) K. Koch., *C. cordiformis* (Wang.) K.Koch. и др. (Braun, 1964). Спутниками ископаемой *Magnolia compassica* Gorb. в миоцене Западной Сибири были многие роды деревьев, кустарников и лиан, которые и сейчас растут совместно с *M. acuminata* в Северной Америке. В озерных глинах Белого Яра найдено много отпечатков листьев, имеющих очень большое сходство с листьями некоторых видов деревьев и кустарников восточноамериканского смешанного леса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новый вид магнолии из озерных глин Белого Яра принадлежит к числу заметных представителей восточноамериканского элемента, к которому относится довольно много растений в третичной флоре Западной Сибири.

Наиболее существенным отличием ископаемого вида магнолии от его живого аналога являются условия их произрастания. Современная *M. acuminata* растет в горных районах — от подножия до высоты 1200 м над ур. м. Она предпочитает нежаркие северные склоны, умеренно освещенные солнцем и укрытые от ветров местообитания. Наилучшего развития достигает на низких склонах гор, в узких долинах и вдоль скалистых берегов горных рек, на богатых, глубоких и влажных почвах, но без избыточного их увлажнения или иссушения. Ископаемая же *M. compassica* в Западной Сибири росла на низкой равнине, по долинам рек, берегам озер, на невысоких холмах и, вероятно, на плоских водораздельных пространствах в густых и тенистых лесах.

ЛИТЕРАТУРА

Ананьев А. Р. (1948). Остатки верхнемеловой и третичной флоры с р. Кемп' левого притока р. Енисея. Тр. Томск. гос. унив., 99. — Байковская Т. Н. (1957). О верхнемеловых флорах Чулымо-Енисейского бассейна. Сб. памяти А. Н. Криштофовича. — Введенский Л. В. (1933). Материалы к арктотретичной флоре северо-западной Сибири. Тр. Арктич. инст., XII. — Горбунов М. Г. (1962). Геологический очерк урочища Компасский Бор на реке Тым (Западная Сибирь). Уч. зап. Томск. гос. унив., 44. — Горбунов М. Г. (1970). Об остатках рода *Hydrangea* во флоре Компасский Бор на реке Тым (Западная Сибирь). Бот. ж., 55, 6. — Горбунов М. Г., Г. А. Поспелова. (1966). Палеомагнитные исследования нижнемиоценовых озерных глин на р. Тым (Западная Сибирь). Геология и геофизика, 4. — Дорофеев П. И. (1963). Третичные флоры Западной Сибири. — Дорофеев П. И. (1974). *Magnolia* L. Виды, установленные по семенам. В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. 1. — Зауер В. В. (1956). Краткое описание спор и пыльцы из миоценовых отложений центральных и южных районов Западно-Сибирской низменности. В кн.: Атлас миоценовых спорово-пыльцевых комплексов различных районов СССР. [Матер. Всес. научн.-исслед. геолог. инст. (ВСЕГЕИ), нов. сер., 13]. — Имханицкая Н. Н. (1974). *Magnolia* L. Виды, установленные по листьям. В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. 1. — Колаковский А. А. (1959). Второе дополнение к Кодорской плиоценовой флоре. Тр. Сухумск. бот. сада, XII. — Корнилова В. С. (1966). Очерк истории флоры и растительности Казахстана. В кн.: Растительный покров Казахстана, I. — Криштофович А. Н. (1933). Ископаемая флора с реки Лозьвы с остатками макклинтокий, родственная Гренландской. Тр. Всес. геол.-развед. объединения, 291. — Криштофович А. Н., М. И. Борсук. (1939). Миоценовые растения с р. Иртыша близ г. Тары в Западной Сибири. Проблемы палеонтологии, V. — Лебедев И. В. (1955). Касский комплекс. В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири, II. — Лебедев И. В. (1962). Верхнемеловые растения. Тр. Сибирск. научн.-исслед. инст. геолог., геофиз. и минер. сырья (СНИИГГиМС), 22. — Любомирова К. А. (1973). Ископаемая пыльца магнолиевых и ее значение для стратиграфии и палеофлористики олигоцена Западной Сибири. В кн.: Палинология кайнофита (Тр. III Междунар. палинологической конференции). М. — Никитин П. А. (1948). Плиоценовые флоры с реки Оби в районе Томска. ДАН СССР, нов. сер., LXI, 6. — Родионенко Г. И. (1954). Сем. Магнолиевые. В кн.: Деревья и кустарники СССР, III. — Тахтаджян А. Л. (1961). Происхождение покрытосеменных растений. Изд. 2-е. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Хахлов В. А. (1931). Третичная флора Томского округа. Изв. Зап.-Сиб. геол.-развед. управл., XI, 2. — Хахлов В. А. (1948). Материалы к познанию третичной флоры северо-западной Сибири. Тр. Томск. гос. унив., 99. —

B r a u n E. L. (1964). Deciduous forests of Eastern North America. — H a n t k e R. (1954). Die fossile Flora der obermiozänen Oehninger-Fundstelle Schrotzburg. Denkschr. Schweiz. Naturforsh. Gesell., LXXX, 2. — H a r l o w W. M., E. S. H a r r a r. (1950). Textbook of dendrology. — H e e r O. (1856). Flora tertiaria Helvetiae, II. — H e e r O. (1868). Flora fossilis arctica, I. — H o s i e R. C. (1973). Native tress of Canada. — H o u g h R. B. (1960). Handbook of the trees of the Northern States and Canada.

Томский государственный университет.

Получено 23 II 1977.

SUMMARY

On the basis of studying leaf prints a new species of deciduous *Magnolia compassica* Gorbunov sp. nov. has been described similar with the modern *Magnolia acuminata* L. from North America. The leaves of the fossil species originate from a lens of lake clays in the baring Beliy Yar, situated in the locality Kompasskiy Bor on the right bank of the Tym river middle reaches. Numerous plant remnants (leaves, seeds, spores, pollen, timber, diatomous algae) from lake clays, underlying sands and clay from the coal-clay conglomerate layer compose the Kompasskiy Bor flora dating from lower miocene. In Western Siberia the species *M. compassica* grew on a low plain, along river valleys, lake banks and on low hills.

УДК 547.757+58.02./.07 : 577.71 : 581.45

А. Г. Юсуфов, О. Б. Гаврилова

ВЛИЯНИЕ ИУК, КИНЕТИНА И УСЛОВИЙ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ УКОРЕНЕННЫХ ЛИСТЬЕВ [1]

A. G. YUSUFOV, O. B. GAVRILOVA. THE EFFECT OF IAA, KINETIN AND CULTIVATION CONDITIONS ON THE LONGEVITY OF ROOTED LEAVES

Изолированные листья 8 видов растений перед посадкой были обработаны растворами ИУК, кинетина и их смесью. Это привело к удлинению средней и максимальной продолжительности жизни укорененных листьев, особенно после обработки кинетином и кинетином +ИУК. Обработка регуляторами роста в сочетании с культивированием листьев на 24-часовом освещении и на минеральном питании способствует еще большему удлинению сроков жизни листьев. Сроки жизни листьев не находятся в прямой зависимости от мощности развития корней и прироста пластинки.

Проблема старения и продолжительности жизни растений остается недостаточно изученной, хотя она давно поставлена (Молиш, 1923; Кренке, 1928). На современном этапе заслуживает внимания изучение гормональных механизмов регуляции старения, роли экзогенно вводимых регуляторов роста в задержке старения, а также их действия в зависимости от условий выращивания растений и изолированных органов.

Изучение продолжительности жизни растений и отдельных их органов сопряжено с методическими трудностями, связанными с необходимостью проведения длительных наблюдений в оптимальных условиях. Этот вопрос несколько упрощается при использовании в качестве объектов эфемеров и культивировании изолированных листьев в стерильных условиях (Юсуфов, Хачумова, 1975). Несмотря на перспективность использования метода стерильной культуры для определения потенциальной продолжительности жизни изолированных листьев, его возможности ограничены для анализа массового материала и изучения растений, у которых размеры пластинки велики. Конечно, можно идти по пути культивирования высечек из таких листьев, однако при этом остается спорной правомерность распространения полученных выводов на целые листья. Этими обстоятельствами вызвана необходимость использования культуры изолированных листьев в нестерильных условиях.

Следует отметить, что вопрос о продолжительности жизни укорененных листьев в нестерильных условиях (Молиш, 1933; Кренке, 1950; Дубровицкая, 1961) и о ее зависимости от условий их культивирования и воздействия регуляторами роста (Mothes, 1960; Юсуфов, 1965; Абдуллаева, 1969; Кулаева, 1973) не является новым. Однако при этом чаще всего речь шла о максимальной продолжительности жизни укорененных листьев и о влиянии на нее какого-либо одного фактора. По максимальной продолжительности жизни отдельных листьев трудно (а по существу и неверно) судить о темпах старения укорененных листьев, о характере действия на

[1] Доложено на заседании Дагестанского отделения Всесоюзного Ботанического общества 3 IV 1976.

них внешних факторов, поэтому нами проводилось сравнительное изучение действия ИУК, кинетина и смеси их растворов на среднюю продолжительность жизни и ростовые процессы укорененных листьев в зависимости от условий последующего их культивирования. Были подобраны объекты, отличающиеся по способности к регенерации, срокам естественной жизни листьев, а также по отзывчивости к условиям культивирования.

МЕТОДИКА

Объектами служили листья бегонии *Begonia ricinifolia* Hort., бересклета *Euonymus japonica* L., бирючины *Ligustrum vulgare* L., мыльнянки *Saponaria officinalis* L., сирийской розы *Hibiscus syriacus* L., пеперомии *Peperomia magnoliaefolia* A. Dietr., томатов *Lycopersicon esculentum* Mill. сорт Краснодарский, хризантемы *Chrysanthemum indicum* L.

Для изучения роли регуляторов роста в продолжительности жизни укорененных листьев важно было подобрать такие их концентрации, которые исключали бы большой разрыв в сроках появления корней между вариантами разной обработки и контролем. Это необходимо для вычленения эффекта первичного их действия на метаболизм пластинки от вторичного и опосредованного влияния регуляторов роста через изменение сроков появления корней и мощности их развития («последействие»).

Изолированные листья погружали черешками на 6 час. в растворы ИУК (200 мг/л), кинетина (20 мг/л) или в смесь этих растворов (1 : 1). Контрольные листья погружали черешками в воду на 6 час.

После обработки листья сажали в ящики с промытым песком и до появления корней культивировали при естественном дне (14—16 час.), регулярно поливая водой. С развитием 1—2 корешков размером 1—1.5 см часть укорененных листьев была переведена на беспрерывное освещение (естественный день+дополнительное ночное освещение в течение 4 месяцев лампами 300 вт/м^2 на расстоянии 1 м). Листья, культивируемые на естественном и беспрерывном освещении, в свою очередь были разделены на группы по вариантам условий питания: минеральное питание и без минерального питания. В варианте с минеральным питанием за период опыта листья несколько раз были подкормлены раствором Кнопа, а в промежутках поливались водой из общей сети. Наблюдения проведены в 1972—1975 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Кинетин и ИУК оказывают неодинаковое влияние на корнеобразование (рис. 1). Ускорение сроков появления корней и повышение укореняемости листьев отмечены у мыльнянки при обработке ИУК и ИУК +кинетин, а у хризантемы — только ИУК. Кинетин при больших концентрациях растворов (30—40 мг/л) ингибирует развитие корней у листьев, а при низких (5—15 мг/л) его влияние не проявляется.

Не вызывает сомнения положительное влияние корневой системы на изолированные листья (Chibnall, 1954; Mothes, 1960). Это особенно четко проявляется при оценке максимальной продолжительности жизни, которая оказывается различной у укорененных листьев разных растений. Обычно листья однолетних и двулетних растений (табак, томаты и др.) как в естественном состоянии, так и после укоренения живут меньше, чем листья многолетних растений (бересклет, бирючина, пеперомия, хризантема, фикус и др.). Из этого «правила» имеется и немало исключений, связанных с биологическими особенностями объекта и с условиями культивирования. Например, продолжительность жизни укорененных листьев в значительной степени зависит от обработки регуляторами роста, от условий культивирования листьев (рис. 2, 3) и растений (Юсуфов, 1965), а также от возраста и ярусного положения (табл. 1). Общей тенденцией для изученных нами растений оказалось удлинение продолжительности жизни листьев после появления корней. Однако разновозрастные листья

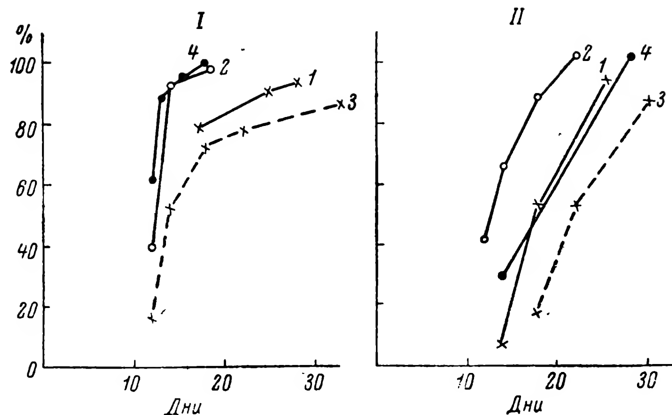


Рис. 1. Темпы корнеобразования у листовых черенков мыльнянки (*I*) и хризантемы (*II*) при обработке регуляторами роста.

1 — контроль, *2* — ИУК (200 мг/л), *3* — кинетин (20 мг/л), *4* — ИУК+кинетин (1 : 1). *По оси ординат* — число укоренившихся черенков; *по оси абсцисс* — время с момента черенкования (в днях).

одного и того же растения сохраняют свои различия в продолжительности жизни и после появления корней.

Хорошо известен омолаживающий эффект кинетина на изолированные листья без корней (Richmond, Lang, 1957; Mothes et al., 1959; Кулаева, 1973), выражающийся в довольно значительном усилении синтетических процессов, в накоплении хлорофилла, нуклеиновых кислот и белка в пластинке и в удлинении продолжительности жизни изолированных листьев.

Удлинение сроков жизни при обработке кинетином характерно не только для листьев без корней, но и листьев с корнями (рис. 2). Разница в средней продолжительности жизни у листьев без обработки (контроль) и обработанных кинетином статистически доказана. Как правило, продолжительность жизни листьев, обработанных ИУК, ниже, чем листьев, обработанных кинетином или ИУК+кинетин. Некоторое исключение из этого правила составляют листья, культивируемые в темноте. Разница между контролем и вариантом с ИУК в продолжительности жизни не всегда выражена. Смесь ИУК+кинетин в ряде случаев оказывает более эффективное влияние на продолжительность жизни укорененных листьев, чем обработка одним кинетином (табл. 2).

ТАБЛИЦА 1

Влияние ярусного положения на продолжительность жизни (в днях) укорененных листьев томата

Ярус	Продолжительность жизни	
	максимальная	средняя
Нижний	87	61±10.0
Средний	105	79±2.0
Верхний	127	95±1.5

Продолжительность жизни меняется и с изменением условий культивирования укорененных листьев (рис. 3, табл. 2). Так, культивирование листьев на беспрерывном освещении и на фоне минерального питания способствует удлинению сроков их жизни независимо от объекта. Влияние минерального питания на сроки жизни укорененных листьев не так велико, как 24-часового освещения (табл. 2, рис. 3).

Эффект действия регуляторов роста усиливается в благоприятных условиях культивирования листьев. Так, разница в продолжительности жизни у листьев бирючины, культивируемых в темноте, по вариантам обработки по сравнению с листьями без обработки (контроль) была очень невелика либо отсутствовала, тогда как при непрерывном освещении (фон NPK) в вариантах с обработкой ИУК, кинетином и ИУК+кинетин дли-

тельность жизни превосходила контроль соответственно на 23, 27, 65 дней. У листьев хризантемы в темноте разница между указанными вариантами обработки отсутствовала, а на 24-часовом освещении составила 67, 130 и 42 дня (табл. 2).

Представляет интерес сравнение максимальной и средней продолжительностей жизни укорененных листьев с данными о степени развития корневой системы и приросте пластинки. Корни, как отмечалось выше, оказывают положительное влияние на сроки жизни листьев. Однако вопрос о корреляции между мощностью развития корневой системы и продолжительностью жизни укорененных листьев недостаточно изучен.

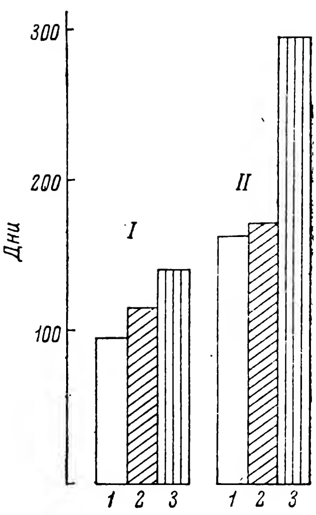


Рис. 2. Максимальная продолжительность жизни укорененных листьев томатов (*I*) и хризантемы (*II*) в зависимости от обработки регуляторами роста.

1 — контроль, 2 — ИУК (200 мг/л), 3 — кинетин (20 мг/л)

Наши данные показывают, что мощному развитию корневой системы способствуют обработка листьев ИУК и выращивание их на беспрерывном освещении в сочетании с минеральным питанием. Кинетин оказывает довольно слабое влияние на мощность развития корней или не оказывает его вовсе. Существенно отличаются по развитию корневой системы листья, выращиваемые на минеральном питании и без него (табл. 3). Приросту пластинки способствуют обработка ИУК и выращивание листьев на беспрерывном освещении (табл. 4). Прирост пластинки при обработке регуляторами роста обычно усиливается на фоне минерального питания.

Итак, продолжительность жизни укорененных листьев заметно меняется в зависимости от обработки регуляторами роста и условий выращивания. Особенно благоприятно влияние кинетина и 24-часового освещения (рис. 2, 3, табл. 2). Эти факторы оказывают омолаживающее действие на листья всех изученных растений независимо от наличия корней. Даже в случае регулярного удаления образующихся корней листья в вариантах с кинетином и 24-часовым освещением проявляли бо́льшую выживаемость и продолжительность жизни, чем листья в контроле и в вариантах с ИУК и культивированием при естественном дне. Такое явление было характерно

ТАБЛИЦА 2

Средняя продолжительность жизни (в днях) укорененных листьев, обработанных регуляторами роста, в разных условиях культивирования

Растение и обработка	В темноте		На естественном дне		На 24-часовом освещении	
	без NPK	NPK	без NPK	NPK	без NPK	NPK
Бирючина						
Контроль	27±2	39±3	91±8	115±8	123±8	135±11
ИУК	27±3	39±5	106±9	131±12	130±12	158±9
Кинетин	35±5	46±6	121±20	152±28	137±21	162±28
ИУК+кинетин	21±2	31±6	120±12	135±18	154±10	200±19
Томаты						
Контроль	14±3	16±1	81±5	91±4	100±11	140±8
ИУК	19±2	22±2	87±9	110±12	124±18	141±23
Кинетин	21±2	27±3	122±21	137±16	131±19	151±22
ИУК+кинетин	25±2	30±3	108±10	141±14	154±24	164±19
Хризантема						
Контроль	25±0.4	30±2	130±12	139±18	143±16	163±19
ИУК	28±2	31±2	165±12	181±13	192±15	230±14
Кинетин	26±3	38±5	235±27	264±30	250±25	293±33
ИУК+кинетин	27±3	31±4	174±6	184±21	196±29	205±30

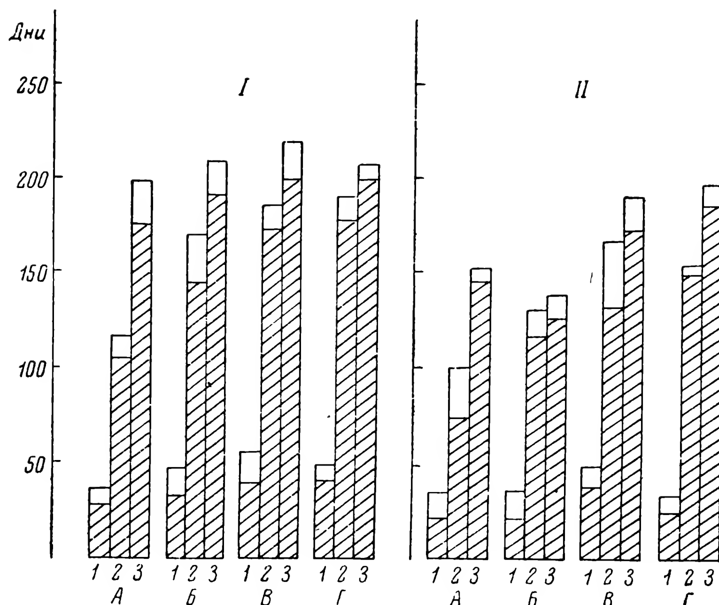


Рис. 3. Изменение максимальной (*I*) и средней (*II*) продолжительности жизни укорененных листьев мыльнянки, обработанных регулятором роста в зависимости от условий их культивирования.

А — контроль, *Б* — ИУК (200 мг/л), *В* — кинетин (20 мг/л), *Г* — смесь ИУК+кинетин (1 : 1). Листья культивировались в темноте (*1*), в условиях естественного дня (*2*) при 24-часовом освещении (*3*). *Заштриховано* — без NPK, *без штриховки* — на фоне NPK.

как для короткодневных (хризантема), длиннодневных (мыльнянка) и нейтральных по фотопериодической реакции (бирючина и томаты) видов растений, так и для травянистых и кустарниковых, однолетних и многолетних форм.

Эффект кинетина и 24-часового освещения сохраняется и после появления корней у листьев. Однако вопрос о действии регуляторов роста и условий культивирования на изолированные листья до и после появления корней нуждается еще в экспериментальном изучении.

ТАБЛИЦА 3

Сухой вес (в мг) корней у листьев на 70-й день укоренения в зависимости от обработки регуляторами роста и условий культивирования (среднее из 10 листьев)

Растение и варианты	Контроль		ИУК		Кинетин	
	без NPK	NPK	без NPK	NPK	без NPK	NPK
Бересклет						
Естественный день	30	41	31	46	23	31
24-часовое освещение	38	58	54	87	49	66
Мыльнянка						
Естественный день	11	14	14	20	10	13
24-часовое освещение	21	31	38	62	23	33
Хризантема						
Естественный день	20	36	45	61	30	38
24-часовое освещение	37	52	124	382	36	50

Влияние кинетина и 24-часового освещения на продолжительность жизни листьев носит однотипный характер, хотя эти воздействия оказывают неодинаковое влияние на прирост пластинки и мощность развития корневой системы у листьев. Круглосуточное освещение способствует изменению соотношения эндогенных регуляторов (Муромцев, Агнисти-

ТАБЛИЦА 4

Прирост сырого веса (в мг) пластинки у укорененных листьев бересклета на 70-й день в зависимости от обработки регуляторами роста и условий культивирования

Варианты	На естественном дне		На 24-часовом освещении	
	без NPK	NPK	без NPK	NPK
Контроль	139±0.10	152±0.21	216±0.11	283±0.13
ИУК	120±0.13	186±0.17	235±0.09	232±0.21
Кинетин	108±0.09	208±0.21	213±0.01	294±0.14
ИУК+кинетин	145±0.13	179±0.14	211±0.07	245±0.31

кова, 1973; Кефели, 1974). Очень часто при 24-часовом дне наблюдается повышение содержания гиббереллинов и кинетина. Продолжительность жизни определяется взаимодействием регуляторов роста. Этим отчасти объясняется усиление положительного эффекта разных регуляторов роста и их смесей в условиях 24-часового освещения. В этой связи представляют интерес наши наблюдения, касающиеся возможности ослабления эффекта ингибиторов роста (8-азогуанина, бромурацила) культивированием укорененных листьев при постоянном освещении.

Развитие корней (т. е. переход листьев к самостоятельной жизни) оказывает в целом положительное влияние на жизнедеятельность и сроки жизни изолированных листьев. Это явление не вызывает сомнения. В то же время у листьев разных видов растений не прослеживается связи между мощностью развития корневой системы и максимальной и средней продолжительностью жизни (табл. 2 и 3), так же как и у листьев, культивируемых в различных условиях и обработанных регуляторами роста. Так, листья, обработанные ИУК, имеют несколько более развитую корневую систему, чем листья, обработанные кинетином и ИУК+кинетин (табл. 3). По продолжительности жизни, однако, преимущество имеют листья, обработанные кинетином и ИУК+кинетин. У листьев, культивируемых на минеральном питании и без него, разница в весе корней более выражена (табл. 3), чем разница в продолжительности их жизни (табл. 2, рис. 2 и 3). Корреляция между этими показателями наблюдается только в случае выращивания листьев на беспрерывном освещении, где одновременно с возрастанием мощности корневой системы увеличивается и продолжительность жизни листьев.

Отсутствие прямой связи между мощностью развития корневой системы и продолжительностью жизни пластинки видно и при анализе листьев одного и того же варианта. В пределах любого варианта сроки отмирания отдельных листьев не находятся в сколько-нибудь строгой зависимости от мощности развития корней. К тому же отмирание корневой системы и пластинки у листьев протекает не синхронно, часто отмирание пластинки идет при наличии живых корней. Такое явление наблюдается у листьев как с мощно, так и со слабо развитой корневой системой. Интересно отметить, что высокое содержание белкового азота, нуклеиновых кислот, пигментов пластид и воды в клетках пластинки также не коррелируют с мощностью развития корней у листьев (Абдуллаева, Юсуфов, 1967; Юсуфов, 1972). Повышение содержания указанных веществ происходит после начала корнеобразования независимо от числа корней. Для оценки роли мощности развития корневой системы в жизнедеятельности листьев необходимо пересчитать изменения, происходящие в пластинке, на какую-нибудь биологическую единицу (клетку, корень и т. д.). Только при таком пересчете удается дать сравнительную характеристику листьям разных вариантов. В пересчете на один корешок содержание нуклеиновых кислот и пигментов пластид в пластинке у листьев с менее развитой корневой системой оказывается даже выше, чем у листьев с более развитыми кор-

нями (Абдуллаева, Юсуфов, 1967). Встречаются и данные другого характера (Казарян и др., 1973). В то же время обнаружена связь между мощностью развития корней и приростом листовой пластинки (ср. табл. 3 и 4).

Несмотря на значительные изменения продолжительности жизни листьев разных растений в зависимости от условий, различия между объектами сохраняются. Так, листья мыльнянки и томатов как в естественном состоянии, так и после укоренения в среднем имеют меньшую продолжительность жизни, чем листья хризантемы. Поэтому можно говорить о наследственной детерминированности продолжительности жизни укорененных листьев разных растений. Представляет интерес разграничение экологических и генетических факторов, обусловливающих продолжительность жизни растений и отдельных органов (см. Комфорт, 1967). Конкретизации этого вопроса в какой-то мере можно достичь при использовании метода культуры изолированных органов в контролируемых условиях.

Выводы

1. Регуляторы роста и условия культивирования оказывают влияние на среднюю и максимальную продолжительность жизни укорененных листьев. Наибольшее удлинение жизни укорененных листьев замечено при обработке их кинетином, ИУК +кинетин и культивировании в условиях 24-часового освещения. Влияние 24-часового освещения и кинетина более благоприятно, чем минерального питания и ИУК.

2. Влияние регуляторов роста и условий культивирования на продолжительность жизни осуществляется непосредственно (через их действие на пластину) и опосредованно (через сроки развития корней). При сочетании обработки регуляторами роста с благоприятными условиями культивирования листьев происходит суммирование эффекта. Так, эффект регуляторов роста усиливается культивированием листьев при 24-часовом освещении и минеральном питании.

3. Между продолжительностью жизни укорененных листьев, мощностью развития корневой системы и приростом пластинки нет прямой зависимости.

4. Продолжительность жизни целого растения и его органов наследственно обусловлена, хотя она обнаруживает значительные вариации при изменении условий. Пределы вариации продолжительности жизни являются проявлением нормы реагирования генотипа. В силу этого даже в одних и тех же благоприятных условиях культивирования укорененные листья разных растений сохраняют заметные различия в сроках жизни.

ЛИТЕРАТУРА

Абдуллаева Т. М. (1969). Органогенез изолированных листьев и возможности его регулирования. Канд. дисс., Махачкала. — Абдуллаева Т. М., А. Г. Юсуфов. (1967). Содержание пигментов пластид и нуклеиновых кислот в укорененных листьях. В кн.: Эколого-физиологические особенности интродуцируемых растений (Тр. БИН СССР, сер. IV, вып. 19). — Дубровицкая Н. И. (1961). Регенерация и возрастная изменчивость растений. — Казарян В. О., Н. В. Балагазян, Е. А. Григорян. (1973). О роли корней в процессах омоложения листьев. ДАН Арм. ССР, 37, 3. — Кефели В. И. (1974). Природные ингибиторы роста и фитогормоны. — Комфорт А. (1967). Биология старения. — Кренке Н. П. (1928). Хирургия растений. — Кренке Н. П. (1950). Регенерация растений. — Кулаева О. Н. (1973). Цитокинины, их структура и функция. — Молиш Г. (1923). Биологические очерки. — Молиш Г. (1933). Физиология растений как теория садоводства. — Муромцев Г. С., В. Н. Агнистикова (1973). Гормоны растений гиббереллины. — Юсуфов А. Г. (1965). Реакция изолированных листьев разных растений на условия освещения. В кн.: Ботаника, физиология растений и растениеводства. Махачкала. — Юсуфов А. Г. (1967). Продолжительность жизни и некоторые физиологические особенности укорененных листьев. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, вып. 64. — Юсуфов А. Г. (1972). Старение высших растений. Ж. общ. биол., 33, 6. — Юсуфов А. Г., С. С. Хачумова. (1975). Продолжительность жизни и способность к регенерации у листьев эфемеров. Физиол. раст., 22, 1. — Chibnall A. C. (1954). Protein

metabolism in rooted runner-bean leaves. New Phytologist, 53, 1. — M o t h e s K. (1960). Über das Altern den Blättern und die Möglichkeit ihrer Wiederjungung. Naturwissenschaften, 47, 15 — M o t h e s K., L. E n g e l b r e c h t. (1956). Über den Stickstoffumsatz in Blattstecklingen. Flora (Jena), 143, 3. — M o t h e s K., L. E n g e l b r e c h t, O. K u l a j e w a. (1959). Über die Wirkung des Kinetins auf Stickstoffvorteilungen und Eiweissynthese in isolierten Blättern. Flora (Jena), 147, 3. — R i c h m o n d A. A., A. L a n g. (1957). Effect of kinetin on protein content and survival of detached *Xanthium* leaves. Science, 125, 3249.

Дагестанский государственный
университет им. В. И. Ленина,
Махачкала.

Получено 25 V 1976 г.

SUMMARY

Isolated leaves of 8 plant species before planting were treated with solutions of IAA, kinetin and with their mixture. This lead to an increase of everage and maximal longevity of rooted leaves, especially after treatment with kinetin and kinetin+IAA. The treatment with growth regulators combined with the cultivation of leaves under 24 hour illumination and on mineral nutrition favours still longer terms of life of leaves. The terms of leaf life are not in derect dependence on the vigour of root development and the accretion of the blade.

УДК 576.312.32./38 : 511.1 : 005 : 581.9 (571.53+571.54)

В. А. Беляева, В. Н. Сипливинский

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА И ТАКСОНОМИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ БАЙКАЛЬСКОЙ ФЛОРЫ. III

V. A. BELAEVA, V. N. SIPLIVINSKY. CHROMOSOME NUMBERS AND TAXONOMY OF SOME SPECIES OF BAIKAL FLORA. III

Приводятся хромосомные числа 116 видов высших растений Северного Прибайкалья, вкючая 17 видов, числа для которых установлены впервые: *Agropyron cristatum* ssp. *baicalense* (2n = 28), *Allium bidentatum* (2n = 16), *Corispermum sibiricum* (2n = 18), *Aconitum ambiguum* (2n=32), *Ranunculus radicans* (2n = 16), *Astragalus austrosibiricus* (2n=16, 32), *Oxytropis silvatica* (2n = 32), *Linum baicalense* (2n=18), *Gentiana aquatica* (2n=48), *G. barbata* (2n≈50), *Pedicularis incarnata* (2n=16), *Castilleja rubra* (2n=24), *Galatella dahurica* (2n=18), *Gnaphalium baicalense* (2n≈42), *Artemisia dolosa* (2n=18), *Saussurea serrata* (2n=52), *Crepis tungusica* (2n=8). Установлены новые значения чисел для 16 видов: *Allium senescens* (2n=48), *A. amphibolum* (2n=16), *Caltha membranacea* (2n=56), *Parnassia palustris* (2n=34), *Geum strictum* (2n=42), *Astragalus fruticosus* (2n=32), *Lathyrus pilosus* (2n≈24), *Swertia obtusa* (2n≈26), *Galeopsis tetrahit* (2n=30), *Veronica densiflora* (2n=14), *Aster biennis* (2n=18), *Achillea asiatica* (2n=27), *Artemisia frigida* (2n=54), *Senecio octoglossus* (2n=40), *Saussurea amurensis* (2n=78), *Mulgedium sibiricum* (2n=27). На материале из новых мест обитания сообщаются данные повторных определений хромосомных чисел некоторых видов растений. Для 15 видов приведены рисунки метафазных пластинок. Обсуждаются вопросы гибридизации исследованных хромосомных рас, их морфологической дифференциации, таксономического значения установленных различий.

Предлагаемое сообщение продолжает начатую авторами (Беляева, Сипливинский, 1975, 1976) публикацию результатов кариологического изучения видов цветковых растений Северного Прибайкалья, дополняемого систематической обработкой критических видов. Материалом настоящей работы послужили сборы семян и фиксация корешков растений, проведенные летом 1975 г. в бассейне р. Верхней Ангары, близ поселков Уоян и Кумора, в окрестностях оз. Иркана, в долинах рек Сикили и Катера, составляющих часть левобережных притоков Верхней Ангары. С этой же целью были обследованы ряд пунктов северо-западного побережья Байкала: мыс Мужинай и останцовая гора Коврижка, расположенная чуть севернее этого мыса, долина р. Мужинай вплоть до высокогорий с перевалом на ленскую сторону в истоки р. Правый Улькан. На северо-восточном побережье Байкала материал был собран в Чивыркуйском заливе, на мысе Кулинда и близ поселка Монахово, а также на территории Баргузинского заповедника: Харюзовые озера и ключ Малый в бассейне р. Большой, истоки рек Давше, Таркулик и Шумилиха и ряд пунктов по побережью: бухта Сосновка, оз. Кудалдинское, устье р. Южный Бирикан, пос. Давше. При обработке материала применялась описанная ранее методика (Беляева, Сипливинский, 1975). Гербарий, документирующий нашу работу, передан в Ботанический институт АН СССР (LE), дублеты и постоянные препараты хранятся в научном отделе Баргузинского заповедника.

Результаты наших исследований сведены в таблицу, в которой установленные нами числа с указанием видовой принадлежности, места сбора и номера образца сопоставлены с опубликованными сведениями по хромо-

сомным числам (Крогулевич, 1968; Соколовская, 1968; Хромосомные числа цветковых растений, 1969; Малахова, 1971; Водопьянова и др., 1972; Карташова и др., 1974; Löve A., D. Löve, 1975; Роос, 1975; Соколовская, Пробатова, 1975, 1976; Красноборов, Ростовцева, 1975; Жукова, Петровский, 1975, 1976; Ростовцева, 1976). Фамилии авторов латинских названий в таблице опущены, если понимание вида соответствует «Флоре СССР», но сохраняются, если вид был описан или уточнен позднее. На рисунке изображены метафазные пластинки отдельных видов, наиболее интересных в кариологическом отношении.

Мы вполне разделяем мнение П. Г. Жуковой (1969) о необходимости планомерных повторных определений хромосомных чисел с целью «выявления кариологической однородности (или, наоборот, дифференциации) в пределах отдельных таксонов в разных частях ареала и на фоне разных экологических условий». В этом плане нами был исследован ряд видов на материале из разных высотных поясов, а также из различных районов Прибайкалья. В отдельных случаях были получены числа, подтвердившие ранее опубликованные данные (см. таблицу), но были также установлены и новые значения чисел. Так, например, было выявлено присутствие триплоидных, возможно, апомиктических растений в диплоидной популяции *Achillea asiatica* на мысе Мужинай, наличие на западном побережье тетра- и гексаплоидных популяций *Allium splendens*, а также приуроченность к прибрежным и высокогорным местообитаниям диплоидных популяций этого вида. Различие хромосомных чисел у *Allium splendens* нередко совпадает с различиями экологического характера. У диплоидных представителей *A. splendens*, произрастающих на субнивальных луговинах в гольцовом поясе Байкальского хребта, листья заметно шире, чем у гексаплоидных экземпляров, свойственных каменисто-степным местообитаниям побережья, и они остаются сочными и нежными по консистенции почти до конца вегетации, тогда как у тетра- и гексаплоидных растений степных склонов листья грубеют к моменту зацветания и становятся жесткими. На побережье диплоидные растения встречаются, как и в горах, на увлажненных луговых склонах и по сырым местам близ ключей.

А. И. Толмачев (1971) описал из субарктической Сибири *Caltha serotina* Tolm. — позднецветущий вид калужницы с затопляемых местообитаний. Отмечая морфологическое сходство этого вида с *C. membranacea* из Прибайкалья, Толмачев подчеркивает их экологическое различие, состоящее в том, что прибайкальская калужница растет вдоль горных потоков, тогда как его вид — на периодически заливаемых низких берегах оз. Кутамаракан; хромосомное число *C. serotina* пока не известно. Нами установлено, что отмеченное Толмачевым экологическое различие наблюдается далеко не всегда. И на побережье Байкала (лагуна мыса Мужинай), и в лесном поясе (Харюзовые озера), и в высокогорьях (альпийские озера в истоках ключа Малый и р. Шумилихи) *C. membranacea* обитает по низким озерным берегам близ уреза воды; подобно тому, как описывает Толмачев, она нередко погружается в воду с бутонами и раскрывает цветки под водой (на оз. Большое Харюзовое раскрытие цветков отмечено на глубине до 1 м). Наблюдается различие в сроках цветения. На затопляемых местообитаниях байкальского побережья калужница зацветает в конце мая—начале июня и обычно успевает отцвести до наступления высокого стояния воды, наблюдаемого в середине лета. В лесном поясе, как показали многолетние наблюдения на Харюзовых озерах, калужница заливается полой водой уже в конце мая вследствие интенсивного таяния снега в высокогорьях и, как сказано выше, с бутонами скрывается под водой, из-под которой показывается в полном цвету к середине июня, когда основная масса талой воды уже сходит. С наступлением дождей в августе калужница нередко заливается вторично, успев образовать семена. А в гольцах ее заливает талая вода в начале вегетации, освобождая к середине июня уже зацветшие растения. Здесь, в гольцах, вегетация растений прекращается в конце августа в результате совместного воздействия заморозков, раннего снега и переполнения



Метафазные пластинки некоторых исследованных авторами видов байкальской флоры.

1 — *Calamagrostis purpurea*, 2n=42; *2* — *Alopecurus alpinus*, 2n≈126; *3* — *Agropyron cristatum* ssp. *cristatum*, 2n=14; *4* — *A. cristatum* ssp. *baicalense*, 2n=28; *5* — *Majanthemum bifolium* × *M. ntermedium*, 2n=45; *6* — *Corispermum sibiricum*, 2n=18; *7* — *Atragene sibirica*, 2n=16; *8* — *Astragalus austrosibiricus*, 2n=16; *9* — *Oxytropis silvatica*, 2n=32; *10* — *Linum baicalense*, 2n=18; *11* — *Gentiana aquatica*, 2n=48; *12* — *Galatella dahurica*, 2n=18; *13* — *Dendranthema zawadskii*, 2n=72; *14* — *Saussurea amurensis*, 2n=78; *15* — *S. serrata*, 2n=52; *16* — *Crepis tungusica*, 2n=8.



Продолжение рисунка.

Числа хромосом у исследованных видов растений Прибайкалья

Вид	Место сбора материала, исследованного авторами (оз. Байкал)	Номер гербарного образца (LE)	2n	
			по данным авторов статьи	по ранее опубликованным данным
Triglochin palustre	Истоки оз. Иркана	459	24	24, 24—26
Anthoxanthum nipponicum Honda	Истоки р. Давше	75-107, -84	10	10, 10++1—2B, 20
Calamagrostis purpurea (Trin.) Trin.	Долина р. Катера	472	42	28, 56—91
Agrostis clavata	Пос. Давше	75-215	42	42
	Долина р. Катера	473	42	42
Alopecurus alpinus	Мыс Мужинай	M-12	≈126	> 100, 105, 112, 119, ≈120, 130, 112—130, 119—122, 112+3f, 114+2f
Stipa sibirica	Оз. Иркана	468	24	24
Glyceria debilior (Fr. Schmidt) Kudo	Пос. Уоян	469	20	20
Beckmannia syzigachne	Долина р. Катера	470	14	14
Elymus mutabilis (Drob.) Tzvel.	Долина р. Давше	75-204	28	28
E. sibiricus L.	Мыс Мужинай	75-253	28	28, 42
	Долина р. Катера	466	28	28, 42
Agropyron cristatum ssp. *cristatum*	Оз. Иркана	467	14	14, 28, 42
A. cristatum ssp. *baicalense* Egor. et Sipl.	Пос. Монахово	64	28	—
Veratrum lobelianum	Истоки р. Давше	75-93	32	32
Allium amphibolum	Истоки р. Мужинай	75-252	16	32
A. bidentatum	Пос. Монахово	85	16	—
A. senescens	Оз. Иркана	404	48	24, 32, 32+B, 48
A. sibiricum L.	Истоки р. Правый Улькан	75-299	16	16
	Долина р. Таркулик	75-153	16	16
	Мыс Мужинай	60	16	16
A. splendens	» »	73	32	16, 32, 48
	Долина р. Мужинай	75-245, -242	48	16, 32, 48
	Истоки р. Правый Улькан	75-289, -290, 51-1	16	16, 32, 48
	Истоки р. Мужинай	75-248	48	16, 32, 48
	» » »	75-250	16	16, 32, 48
	Гора Коврижка	78	16	16, 32, 48
	Долина р. Давше	53, 54	16	16, 32, 48
	Бухта Сосновка	47, 46	16	16, 32, 48
	Пос. Монахово	33	16	16, 32, 48
A. strictum	Мыс Мужинай	52, 59, 71	32	16, 32, 48
	Мыс Кулинда	77	40	16, 32, 48
	Бухта Сосновка	47	16	16, 32, 48
Lilium pilosiusculum (Freyn) Miscz.	Долина р. Давше	75-186	24	24
L. pumilum Delile	Оз. Иркана	403	24	24
Polygonatum officinale	Оз. Большое Харюзовое	75-43	20	20, 26, 28, 30
Majanthemum bifolium× ×*M. intermedium* Worosch.	Пос. Монахово	65	45	—
Paris quadrifolia	Оз. Кудалдинское	75-325, -326	15	15, 20, 30
	Долина р. Давше	75-189	15	15, 20, 30
	Оз. Большое Харюзовое	75-42	30	15, 20, 30
	Долина р. Мужинай	75-303, -241	30	15, 20, 30
	Долина р. Таркулик	75-140	15	15, 20, 30
P. obovata Ledeb.	Долина р. Давше	75-183	10	10, 15
Cypripedium macranthum	Пос. Монахово	75-317, -318	20	20, 30
C. calceolus	Долина р. Большой	74-169a	20	20

Вид	Место сбора материала, исследованного авторами (оз. Байкал)	Номер гербарного образца (LE)	2n	
			по данным авторов статьи	по ранее опубликованным данным
Listera cordata	Истоки р. Давше	75-102, -110	40	34, 36, 36—38, 38, 40, 42
Rumex acetosa	Ключ Малый	75-173	14♂	14♂, 15♂, 22♂, 29♂
» »	Истоки р. Давше	75-86, -87	14♀	14♀
Corispermum sibiricum	Долина р. Катера	402	18	—
Chenopodium viride	Долина р. Давше	75-197	18	18
Caltha membranacea	Долина р. Большая	75-41, -49	32	32
	Истоки р. Шумилиха	75-323, -324	32	32
	Мыс Мужинай	75-222, -223, -263, -312, -313	56	32
	Истоки р. Правый Улькан	75-292, -293	56	32
Callianthemum sajanense	Долина р. Таркулик	75-152	16	16
	Ключ Малый	75-116	16	16
Delphinium retropilosum	Мыс Мужинай	75-257	32	32
D. grandiflorum	Долина р. Катера	411	16	16, 32
Aconitum ambiguum	Оз. Кудалдинское	75-328	32	—
	Долина р. Давше	75-205	32	—
A. excelsum	Истоки р. Давше	75-91	16	16
	Мыс Мужинай	75-217	16+B	16
Anemone dichotoma	Устье р. Южный Бирикан	75-211	≈28	16, 28, 32
A. silvestris	Долина р. Катера	414	16	16, 32
A. sibirica	Истоки р. Давше	75-83	14	14, 14—16, 16
Atragene sibirica	Устье р. Давше	75-63, -64	16	16
Ranunculus borealis	Мыс Мужинай	75-218, -233, Л-3	28	14, 28
	Оз. Большое Харюзовое	75-45, -46	28	14, 28
	Истоки р. Давше	75-94	28	14, 28
	Истоки р. Правый Улькан	75-296	≈28	14, 28
	Долина р. Большой	75-171	≈28	14, 28
R. radicans	Мыс Мужинай	75-267, -268, -269	16	—
R. repens	Долина р. Давше	75-68	32	12, 16, 24, 32
R. reptans	Мыс Мужинай	75-221	≈32	32, ≈32
R. smirnovii	Долина р. Давше	75-70	14	14
	Пос. Монахово	75-320	14	14
Rhodiola rosea	Истоки р. Давше	75-130	22	22
Saxifraga merkii	» » »	75-74	26	26
Parnassia palustris	Мыс Мужинай	75-229, -259	18	18, 20, 27, 36, 54
	Долина р. Таркулик	75-145	18	18, 20, 27, 36, 54
	Истоки р. Правый Улькан	75-288	34	18, 20, 27, 36, 54
Potentilla acervata Soják	Долина р. Катера	479	14	—
P. inquinans	Оз. Большое Харюзовое	55, 75-43	20	14, 20, 26, 28, 30
P. strigosa	Мыс Мужинай	67	28	28
P. tergemina Soják	» »	Л-2	28	28
Geum strictum	» »	75-258	42	24
Melilotus suaveolens	Пос. Кумора	419	16	16
Astragalus alpinus	Долина р. Катера	423	16	16, 16+2B, 18, 32, 48, ≈56
A. austrosibiricus	» » »	428	32	—
	» » »	429	16	—
A. fruticosus	Гора Коврижка	74	16	16
	Оз. Иркана	418	32	16
A. uliginosus	Долина р. Катера	426	16	16

Продолжение

Вид	Место сбора материала, исследованного авторами (оз. Байкал)	Номер гербарного образца (LE)	2n	
			по данным авторов статьи	по ранее опубликованным данным
Oxytropis silvatica	Оз. Иркана	425, 427	32	—
Hedysarum inundatum	Исток ключа Малого	75-172	28	28
Vicia baicalensis	Долина р. Катера	420	12	12
V. cracca	Оз. Иркана	422	14	12, 14, 21, 24, 28
Lathyrus humilis	Долина р. Давше	75-187	14	14
L. palustris	» » »	75-202	14	42
L. pilosus	» » »	75-67	≈24	14
Linum baicalense	Мыс Мужинай	70	18	—
Viola altaica	Истоки р. Давше	75-80	≈40	32—33, 40—42, 54
V. repens	» » »	75-101	24	24
Bupleurum triradiatum	Верховье р. Таркулик	75-144	16	16
Peucedanum baicalense	Оз. Иркана	463	22	22
Sphallerocarpus gracilis	Долина р. Катера	462	20	20
Pyrola chlorantha	Долина р. Давше	75-108	46	32, 46
Androsace lactiflora	Мыс Мужинай	М-11	20	20
Gentiana aquatica	» »	М-1	48	—
G. barbata	Пос. Кумора	406	≈50	—
G. grandiflora	Истоки р. Давше	75-73	26	26
G. macrophylla	Долина р. Катера	410	24	24, 42
Swertia obtusa	Долина р. Давше	75-105	≈26	28
Polemonium villosum	Мыс Мужинай	75-232	18	18
Dracocephalum nutans	Верховье р. Мужинай	75-243	10	10
Galeopsis tetrahit	Мыс Кулинда	75-280	30	32
Lamium album	Долина р. Давше	75-71	18	16, 18
Veronica densiflora	Ключ Малый	75-112	14	16
	Истоки р. Давше	75-85	14	16
Pedicularis incarnata L.	» » »	75-81	16	—
Castilleja rubra	Долина р. Катера	477	24	—
Campanula langsdorffiana	Гора Коврижка	М-6, -7	34	34
Aster biennis	Оз. Иркана	447	18	36
A. sibiricus	Долина р. Катера	445	18	18
Galatella dahurica DC.	Долина р. Давше	75-206	18	—
Antennaria dioica	Истоки р. Давше	75-163	28♀	24—28, 26, 28, 36, 56, 63
	» » »	75-164	28♂	24—28, 26, 28, 36, 56, 63
Gnaphalium baicalense	Пос. Кумора	488	≈42	—
Ptarmica sibirica	Долина р. Катера	433	36	36
Achillea asiatica	Мыс Мужинай	75-314, -315	18	18, 36
	» »	75-265	27	18, 36
	Мыс Кулинда	75-277	18	18, 36
Dendranthema zawadskii	» »	75-278	≈72	18, 54, ≈60, 72
	Пос. Монахово	39	72	18, 54, ≈60, 72
D. mongolica	Верховье р. Мужинай	75-246а	54	72
Leucanthemum vulgare	Пос. Монахово	75-316	36	18, 36, 90
Tanacetum boreale	Мыс Мужинай	75-262	18	18
Artemisia dolosa	» »	75-305	18	—
A. frigida	Гора Коврижка	75-275	54	18
A. laciniata	Мыс Мужинай	76-309	18	18, 54
A. lagocephala	Истоки р. Мужинай	75-246	18	18
A. vulgaris	Мыс Мужинай	75-308	≈36	16, 18, 36, 54
	» »	75-307	16	16, 18, 36, 54
Senecio erucifolius	Долина р. Катера	440	40	40
S. octoglossus	Истоки р. Правый Улькан	75-286	40	24—26
Carduus crispus	Пос. Кумора	730	16	16, 16+ +1—4В, 21
Saussurea amurensis	Мыс Мужинай	75-261, 61	78	48
S. parviflora	Истоки р. Правый Улькан	75-285	26	26
	Ключ Малый	75-169	26	26
	Истоки р. Мужинай	75-251	26	26

Вид	Место сбора материала, исследованного авторами (оз. Байкал)	Номер гербарного образца (LE)	2n	
			по данным авторов статьи	по ранее опублико-ванным данным
S. serrata	Долина р. Сикили	444	52	—
Taraxacum ceratophorum	Мыс Мужинай	М-2	24	24, 32
Crepis tectorum	Пос. Кумора	442, 437, 436	8	8, 12
C. tungusica Egor. et Sipl.	Истоки р. Правый Ульхан	75-297	8	—
C. sibirica	Долина р. Мужинай	106	10	8, 10
Youngia tenuifolia (Willd.) Babc. et Stebb.	» » »	79	10	10, 15, 20, 24
	Оз. Иркана	434	10	10, 15, 20, 24
Hieracium umbellatum	Мыс Мужинай	75-281	27	17, 18, 27, 36, 54
Sonchus oleraceus	Долина р. Катера	434	36	16, 32
Mulgedium sibiricum	Пос. Давше	75-216	27	16—18, 18
	Мыс Мужинай	75-282	18	16—18, 18

альпийских озер от осенних дождей; образование семян в этих условиях происходит лишь в отдельные «сухие» годы.

Указанное сходство экологических условий еще более сближает *C. serotina* с байкальской *C. membranacea*; по-видимому, это один вид, для которого является приоритетным второе название. Нами установлено два числа хромосом у этой калужницы для затопляемых местообитаний Прибайкалья 2n=56 и 2n=32. При этом гексаплоидное число отмечается чаще, тогда как в предыдущих наших исследованиях *C. membranacea* на незатопляемых местообитаниях высокогорий все растения оказались тетраплоидами с 2n=32.

При исследовании хромосомного числа у *Parnassia palustris*, распространенного по всему высотному профилю Байкальского хребта от субнивальных местообитаний гольцового пояса до берега Байкала, в гольцах обнаружены сильно угнетенные, крайне низкорослые (3—5 см выс.) интенсивно железистые растения с иным основным числом (x=9; 2n=34). Судя по числу хромосом, это тетраплоидный анеуплоид с двумя утраченными хромосомами (нуллисомик). По-видимому, перестройка хромосомного аппарата обеспечила тетраплоидным растениям обитание в крайних условиях существования.

У *Allium amphibolum* и *Aster biennis*, известных в литературе как тетраплоиды, были обнаружены диплоидные числа хромосом. Полукустарник *Astragalus fruticosus*, хорошо изученный как диплоид, в реликтовом местообитании в долине Верхней Ангары (степные склоны над оз. Иркана) оказался тетраплоидом. На мысе Мужинай обнаружена гептаплоидная (x=6; 2n=42) популяция *Geum strictum*, по-видимому, апомиктная; судя по опубликованным данным, этот вид в других районах своего обширного ареала всегда тетраплоид. У *Veronica densiflora* в высокогорьях заповедника 2n=14, в то время как Крогулевич (1971) указывает 2n=16 для этого вида на Становом нагорье, не уточняя место сбора материала. Наше исследование установило еще одно основное число для данного вида, что в роде *Veronica* уже отмечалось. Определены числа для двух видов *Dendranthema*: у *D. mongolica* в высокогорьях Байкальского хребта 2n=54, тогда как *D. zawadskii* прибрежных местообитаний имеет 2n=72. Эти данные позволяют предположить, что основным числом в роде *Dendranthema* является x=9. Таким образом, *D. mongolica* — гексаплоид, а *D. zawadskii* — октоплоид.

Сорняк *Mulgedium sibiricum*, натурализовавшийся в окрестностях пос. Давше, оказался триплоидом с 2n=27 и, по-видимому, апомиктом.

В одной из работ, посвященных флоре Прибайкалья (Егорова, Сип-

ливинский, 1969), сообщается о наличии на Байкале двух подвидов *Agropyron cristatum*. Типический подвид, массово произрастающий в степях побережий озера и явно реликтовый, — ssp. *baicalense*, поглощаемый первым посредством гибридизации, но достаточно обильный на изолированных степных склонах по островам и мысам, куда типический подвид не проник. Оба подвида нами исследованы. Типический оказался диплоидом (2n=14), а ssp. *baicalense* — тетраплоидом (2n=28), что является дополнительным аргументом в пользу их разграничения.

В связи с возрастающим кормовым значением житняков в травосеянии наши данные имеют определенное практическое значение. Растения ssp. *baicalense* отличаются от типических крупными размерами всех частей и содержат большее количество зерновок в колосе, поэтому байкальский подвид, безусловно, заслуживает испытания в культуре. Наличие на Байкале естественного резервата тетраплоидных экотипов житняка (особенно массового на о. Большой Ушканий, мысах Лударь и Котельниковский на северо-западном побережье озера) избавляет селекционеров от создания их в культуре из диплоидных форм и позволяет начать селекционную работу с полиплоидным житняком на материале, собранном непосредственно в природе.

Среди определений, подтвердивших сообщаемые в литературе значения хромосомных чисел, известный интерес представляют числа, установленные для мужских и женских особей *Antennaria dioica*.

Половой диморфизм у данного вида, замеченный в Прибайкалье (Попов, 1959, с. 719), состоит в том, что женские особи имеют розовые корзинки и не утолщенные на верхушке волоски хохолка, тогда как мужские — белые корзинки и утолщенные на верхушке волоски хохолка; случаев обоеполости или смешанного характера указанных признаков не обнаружено. По нашим данным, и мужские, и женские растения имеют 2n=28. У *Rumex acetosa* нами также установлены числа хромосом отдельно для мужских и женских экземпляров. По-видимому, для раздельнополых растений более точным и более желательным является цитирование опубликованных значений чисел с указанием пола исследованных растений, как это сделано нами в таблице относительно *Rumex acetosa*, но для *Antennaria dioica* таких сведений в литературе нам отыскать не удалось.

Ранее мы уже сообщали о гибридизации в северном Прибайкалье двух видов вороньего глаза *Paris quadrifolia*×*P. obovata* (Беляева, Сипливинский, 1975, с. 870) и о наличии триплоидных гибридогенных популяций с морфологическими признаками, уклоняющимися в сторону как одного, так и другого «родителя» (Беляева, Сипливинский, 1976). Дополнительное кариологическое исследование зоны контакта обоих видов позволило выявить также и наличие гексаплоидных популяций. В целом картина вполне соответствует таковой в Приобье (Жукова и др., 1976) с той лишь разницей, что в Прибайкалье диплоидный представитель *Paris obovata* распространен непосредственно к востоку от исследуемого района соприкосновения с *P. quadrifolia*, а в Приобье диплоидные представители пока не найдены, хотя, согласно данным томских исследователей (Жукова и др., 1976), диплоиды в прошлом обитали в юго-восточной части Западной Сибири. Надо заметить, что указанный район (точнее, Кузнецкий Алатау и северо-восточный Алтай) является местом реликтового обитания многих видов, отсутствующих в остальной части Западной Сибири. Не исключено, что диплоидный вид *Paris*, возможно *Paris obovata*, еще не поглощен полностью в процессе гибридизации с *P. quadrifolia* и будет здесь обнаружен. Делая это предположение, мы исходим из того, что *P. obovata*, диплоид, мог иметь сплошное распространение в таежных лесах Сибири в межледниковье, предшествовавшее последнему оледенению, после которого на основном пространстве Сибири этот вид уступил место более западному тетраплоидному виду *P. quadrifolia*, уцелевшему в Прибайкалье и какое-то время сохранявшемуся в рефугиумах типа Куз-

нецкого Алатау, где оледенение носило ограниченный характер и потому смогли выжить виды доледниковой тайги. Именно поэтому нам кажется вероятным обитание остаточных популяций *P. obovata* в этом районе до настоящего времени.

Не совсем понятно, почему томские коллеги (Жукова и др., 1976) называют диплоидный вороний глаз южной Сибири *Paris hexaphylla*. Этот дальневосточный вид отсутствует в южной Сибири полностью (Л. П. Сергиевская, например, включив этот вид в свою «Флору Забайкалья», 1972, не смогла указать ни единого местонахождения его на территории «Флоры»). *P. hexaphylla* хорошо отличается однорядным околоцветником. Все растения, исследованные в Томске, имеют двурядные околоцветники, не обнаруживая прямого родства с *P. hexaphylla*. Диплоидным представителем, вероятнее всего, является *P. obovata* (Ledeb., 1829, Icon. Pl. Fl. Ross. 1 : 6, tab. 16), описанный из окрестностей Иркутска и, как было установлено нами (Беляева, Сипливинский, 1975), имеющий число хромосом 2n=10 в фертильном и 2n=15 в стерильном состояниях (апомиктическое размножение гексаплоидов, обнаруженное томскими исследователями, нами не установлено).

В окрестностях пос. Монахово выявлена 45-хромосомная популяция майника, морфологические особенности которого имеют характер, промежуточный между *Majanthemum bifolium* и *M. intermedium* Worosch. Вероятно происхождение исследованных растений посредством гибридизации этих видов. Установленное нами число (2n=45) допускает такое толкование: *M. bifolium* на Байкале имеет 2n=36, а у *M. intermedium* 2n=54 (Беляева, Сипливинский, 1975); в случае гибридизации обоих видов 2n=18+27=45. Само место обнаружения исследованной популяции говорит в пользу предположения о ее гибридном происхождении. Пос. Монахово находится на полуострове Святой Нос в том месте, где полуостров соединяется с восточным побережьем перешейком Арангатуй. Этот перешеек возник из наносов р. Баргузин сравнительно недавно, в позднем голоцене. В цитированной выше работе мы отмечали приуроченность *M. intermedium* к изолированным местообитаниям на Байкале — островам, мысам и т. п., так что вряд ли будет ошибкой считать, что *M. intermedium* господствовал на Святом Носу, когда тот был островом. С образованием перешейка (болотистого, но с лесными гривами, вытянутыми от материка к полуострову) стало возможным проникновение на полуостров *M. bifolium*, что и привело к гибридизации обоих видов.

В заключение считаем долгом выразить искреннюю признательность Т. Г. Леоновой за проверку наших определений по роду *Artemisia* и Р. В. Камелину за аналогичную помощь в отношении рода *Potentilla*.

ЛИТЕРАТУРА

Беляева В. А., В. Н. Сипливинский. (1975). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов Байкальской флоры. Бот. ж., 60, 6. — Бе…ева В. А., В. Н. Сипливинский. (1976). Хромосомные числа и таксо…мия некоторых видов Байкальской флоры. II. Бот. ж., 61, 6. — Водопья…ва Н. С., М. М. Иванова, Р. Е. Крогулевич, Л. И. Малы…ев. Ю. Н. Петроченко. (1972). Высокогорная флора Станового нагорья. — …орова Т. В., В. Н. Сипливинский. (1969). Флористические находки …еверо-западном Прибайкалье. Новости систем. высш. раст., 6. — Жукова А. А., …А. Малахова, Н. Н. Карташова. (1976). Полиморфизм по числу …мосом *Paris quadrifolia* в Приобье. Бот. ж., 61, 2. — Жукова П. Г. (1969). …ла хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. IV. Бот. ж., 54, … — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1975). Хромосомные числа не…рых видов растений Западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — Жукова П. Г., В. Петровский. (1976). Хромосомные числа некоторых видов растений За…ной Чукотки. II. Бот. ж., 61, 7. — Карташова Н. Н., Л. А. Малахова, …А. Козлова, Н. А. Дуброва. (1974). Числа хромосом у ряда полезных …ений из природных популяций флоры Приобья. В кн.: Биология и биофизика. …к. — Красноборов И. М., Т. С. Ростовцева. (1975). Числа хромо… некоторых видов растений на юге Сибири. Бот. ж., 60, 6. — Крогуле…ч Р. Е. (1968). Числа хромосом и эколого-географическая характеристика не…рых растений Станового нагорья. Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 15, 2. —

Крогулевич Р. Е. (1971). Роль полиплоидии в генезисе высокогорной флоры Станового нагорья. В кн.: Экология флоры Забайкалья. Иркутск. — Малахова Л. А. (1971). Числа хромосом высокогорных растений Западного Саяна· Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1. — Попов М. Г. (1959). Флора Средней Сибири, 2. — Роос А. В. (1975). Хромосомные числа некоторых видов злаков. Бот. ж., 60, 6. — Ростовцева Т. С. (1976). Числа хромосом ряда видов семейства *Apiaceae* на юге Сибири. Бот. ж., 61, 1. — Сергиевская Л. П. (1972). Флора Забайкалья, 4. Томск. — Соколовская А. П. (1968). Кариологическое исследование флоры Коряцкой земли. Бот. ж., 53, 1. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1975). Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. I. Бот. ж., 60, 5. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1976). Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов. Бот. ж., 61, 3. — Толмачев А. И. (1971). Поздноцветущая земноводная калужница *Caltha serotina* Tolm. sp. n. из субарктической Сибири. Бот. ж., 56, 12. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Löve A., D. Löve. (1975). Cytotaxonomical Atlas of the Arctic Flora.

Баргузинский
государственный заповедник,
Бурятская АССР, пос. Давше
и
Сибирский институт
растениеводства и селекции,
Новосибирск.

Получено 16 XII 1976.

SUMMARY

The chromosome numbers of 116 species of higher plants from Northern Baikal region are presented including 17 species the numbers of which were established for the first time: *Agropyron cristatum* ssp. *baicalense* (2n=28), *Allium bidentatum* (2n=16), *Corispermum sibiricum* (2n=18), *Aconitum ambiguum* (2n=32), *Ranunculus radicans* (2n=16), *Astragalus austrasibiricus* (2n=16, 32), *Oxytropis silvatica* (2n=32), *Linum baicalense* (2n=18), *Gentiana aquatica* (2n=48), *G. barbata* (2n≈50), *Pedicularis incarnata* (2n=16), *Castilleja rubra* (2n=24), *Galatella dahurica* (2n=18), *Gnaphalium baicalense* (2n≈42), *Artemisia dolosa* (2n=18), *Saussurea serrata* (2n=52), *Crepis tungusia* (2n=8). New values of chromosome numbers were established for 16 species: *Allium senescens* (2n=48), *A. amphibolum* (2n=16), *Caltha membranacea* (2n=56), *Parnassia palustris* (2n=34), *Geum strictum* (2n=42), *Astragalus fruticosus* (2n=32), *Lathyrus pilosus* (2n≈24), *Swertia obtusa* (2n≈26), *Galeopsis tetrahit* (2n=30), *Veronica densiflora* (2n=14), *Aster biennis* (2n=18), *Achillea asiatica* (2n=27), *Artemisia frigida* (2n=54), *Senecio octoglossus* (2n=40), *Saussurea amurensis* (2n=78), *Mulgedium sibiricum* (2n=27). On the material from new habitats data on repeated estimation of chromosome numbers of some plant species are reported. Pictures of metaphase plates are presented for 15 species. Problems of hybridization of chromosomal races studied are discussed, as well as their morphological differentiation and taxonomic significance of established differences.

УДК 576.312.37 : 582.542 : 571.61/.64

А. П. Соколовская, Н. С. Пробатова

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЗЛАКОВ (*POACEAE*) ЮЖНОЙ ЧАСТИ СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

A. P. SOKOLOVSKAYA, N. S. PROBATOVA. KARYOLOGICAL INVESTIGATION OF GRASSES (*POACEAE*) IN SOUTHERN PART OF THE SOVIET FAR EAST

Исследованы хромосомные числа (2n) у злаков из южной половины материковой части Советского Дальнего Востока (Приамурье и Приморье). Около половины изученных авторами видов встречается в СССР только в районе исследования. Сообщаются данные о числах хромосом для 54 видов и подвидов, а также для двух гибридов; из них 14 исследованы впервые. Приводятся материалы по кариосистематике и географии некоторых таксонов.

В связи с подготовкой сводки по злакам флоры Советского Дальнего Востока нами было предпринято исследование хромосомных чисел у видов, встречающихся на этой территории. Результаты кариологического изучения злаков о. Сахалин и Курильских островов изложены ранее (Соколовская, Пробатова, 1976). Некоторые сведения о числах хромосом злаков, произрастающих в южной половине материковой части Дальнего Востока, имеются в наших предыдущих работах (Соколовская, Пробатова, 1968, 1973а, б, 1974а, б, 1975); они относятся к видам *Agrostis* L., *Alopecurus* L., *Glyceria* R. Br., *Koeleria* Pers., *Poa* L., *Puccinellia* Parl., *Trisetum* Pers.

В этой статье мы публикуем основные результаты определения чисел хромосом у злаков из Приамурья и Приморья.

Применялась методика приготовления постоянных препаратов с фиксацией корней смесью Навашина и окраской железным гематоксилином по Гейденгайну. Растения собраны авторами во время экспедиций 1962 и 1968—1976 гг.; их корни фиксировались преимущественно в полевой обстановке. В ряде случаев исследовались растения, выращенные в теплице Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР (г. Владивосток) из семян от собранных в природе гербарных образцов. Цитируемые образцы растений — сборы Н. С. Пробатовой и других коллекторов — хранятся в гербарии Биолого-почвенного института во Владивостоке (VLAD). Все постоянные препараты и образцы растений, собранные А. П. Соколовской, находятся на кафедре ботаники Ленинградского университета. Ею проведен подсчет хромосомных чисел, Пробатовой определены образцы и составлены комментарии. В цитологической обработке материала принимала участие Э. Г. Рудыка.

Ниже приводим хромосомные числа для 54 видов и подвидов злаков, относящихся к 35 родам, а также для двух гибридов. Из них у 14 таксонов числа хромосом определены впервые (они отмечены звездочкой). Основной литературный источник — справочник «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) — ХЧЦР, 1969. Фамилии коллекторов сокращены: Н. П. (Н. Пробатова), А. С. (А. Соколовская). Адвентивные виды отмечены значком °.

* *Achnatherum confusum* (Litw.) Tzvel. (*Stipa confusa* Litw.).

2n=24. Амурская обл., 43 км к З от г. Свободный, окр. ж.-д.

ст. Ледяная, опушка сосняка, 16 VIII 1976, № 4420, Н. П.

A. extremiorientale (Hara) Keng.

2n=24. Амурская обл., Селемджинский р-н, 7 км к С от пос. Норск, среди высокотравья у берега р. Селемджи, 19 VIII 1976, № 4429, Н. П.; Приморский край: 1) Партизанский р-н, окр. сел. Екатериновка, Ю склон, 7 X 1970, № 3120, Н. П.; 2) Хасанский р-н, у границы заповедника «Кедровая падь», на вырубке, 3 X 1976, № 4502, Ю. Мурдахаев.

(2n=24 — ХЧЦР, 1969).

°*Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv.

2n=28. Амурская обл., г. Свободный, обочина дороги, 16 VIII 1976, № 4428; Н. П., Приморский край, Уссурийский р-н, близ сел. Долины, обочина дороги, 16 IX 1974, № 4274, Н. П.

(2n=14, 28 — ХЧЦР, 1969).

Alopecurus aequalis Sobol.

2n=14. Амурская обл.: 1) Джелтулакский р-н, 70 км от ж.-д. ст. Тында в сторону ст. БАМ, на свежей насыпи, 23 VI 1975, № 4247, Э. Рудыка; 2) 30 км к Ю от пос. Тындинский, галечный берег р. Тынды, 15 VI 1975, № 4253, Э. Рудыка.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969; Соколовская, Пробатова, 1974б).

°*A. arundinaceus* Poir.

2n=28. Амурская обл., Джелтулакский р-н, пос. Тындинский, сырой луг у берега р. Тынды, 12 VI 1975, № 4033, Н. П.

(2n=28 — ХЧЦР, 1969; Соколовская, Пробатова, 1974б).

°*Anisantha tectorum* (L.) Nevski var. *hirsuta* (Regel) Tzvel.

2n=14. Приморский край, Шкотовский р-н, у ст. Анисимовка, на ж.-д. насыпи, 20 VI 1973, № 3830, Т. Трапезникова.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

Arctopoa subfastigiata (Trin.) Probat. (*Poa subfastigiata* Trin.).

2n=42. Амурская обл.: 1) Джелтулакский р-н, пос. Тындинский, берег р. Тынды, сырой луг, 6 VI 1975, № 4012, Н. П. 2) Сковородинский р-н, близ ж.-д. ст. Большой Невер, долина р. Большой Невер, сырой луг, 13 VI 1975, № 4032, Н. П.; 3) у г. Благовещенска, близ ж.-д. полотна, луг в понижении, 18 VI 1975, № 4036, Н. П.; 4) 18 км к В от г. Шимановска, ст. Селеткан, нарушенный луг близ ж.-д. полотна, 5 IX 1976, № 4468, Н. П.; Хабаровский край, левобережье Амура против г. Хабаровска, окр. ж.-д. ст. Приамурская, сырой луг близ насыпи, 27 VI 1971, № 3252, Н. П.

(2n=42 — Соколовская, Пробатова, 1968, 1973а; 2n=91—92+2B, 97 — Hartung, 1946).

Arundinella hirta (Thunb.) Tanaka s. l.

ssp. *anomala* (Steud.) Tzvel.

2n=34. Приморский край: 1) Октябрьский р-н, окр. сел. Чернятино, крутой Ю склон к р. Раздольной, 21 X 1974, № 3944, П. Горовой; 2) Ханкайский р-н, сел. Астраханка, скалы у берега оз. Ханка, 8 VIII 1976, № 4399, Н. П.

2n=34—36. Приморский край: 1) Ханкайский р-н, окр. сел. Новоселище, подножье ЮЗ склона сопки, закустаренный луг, 6 IX 1974, № 3928, Н. П.; 2) Партизанский р-н, окр. сел. Екатериновка, каменистый Ю склон, 7 X 1970, № 3162, Н. П.; 3) Хасанский р-н, долина р. Черухе, 13 VI 1962, № 281, А. С.

2n=36. Хабаровский край, 29 км к В от г. Хабаровска, окр. ж.-д. Хехцир, луг, 19 IX 1976, № 4492, Н. П.; Приморский край: 1) Надеждинский р-н, сел. Тереховка, правый берег р. Раздольной, скалистый гребень сопки, 13 VIII 1974, № 3892, Н. П.; 2) Партизанский р-н, окр. сел. Ворошиловка, хр. Чандалаз, верхняя треть склона, на каменистых обнажениях, 9 X 1970, № 3119, Н. П.

(*A. anomala* : 2n=34, 36 — ХЧЦР, 1969).

ssp. *hirta*.

2n=34—36. Приморский край: 1) Хасанский р-н, окр.

ж.-д. ст. Приморская, среди кустарников, 5 IX 1971, № 3369, Н. П.; 2) п-ов Гамова, бухта Астафьева, влажный луг, 20 VIII 1974, № 3900, Н. П.

(*A. hirta* : 2n=28, 56 — ХЧЦР, 1969; 2n=34 — Tateoka, in Löve, 1967).

Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub ssp. *pumpelliana*

2n=56. Амурская обл.: 1) Джелтулакский р-н, окр. пос. Тындинский, левый берег р. Тынды, на галечнике, 7 VI 1975, № 4013, Н. П.; 2) там же, песчаный берег р. Гиткан в 3 км выше пос. Тындинский, 7 VI 1975, № 4018, Н. П.; 3) правый берег р. Тынды в 2 км от пос. Тындинский, у старой насыпи БАМ, 8 VI 1975, № 4022, Н. П.

(2n=42, 56 — ХЧЦР, 1969; 2n=28 — Соколовская, Пробатова, 1976).

° *Bromus squarrosus* L.

2n=14. Приморский край: 1) Шкотовский р-н, окр. сел. Анисимовка, у дороги, 21 VII 1973, № 3818, Л. Ваюта; 2) Чугуевский р-н, окр. сел. Кокшаровка, обочина дороги, 3 VII 1972, № 3986, А. Бабурин.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

Chloris virgata Sw.

2n=20. Приморский край, Октябрьский р-н, окр. сел. Ново-Георгиевка, 9 X 1972, № 3702, В. Нечаев.

(2n=14, 20, 26, 30 — ХЧЦР, 1969; 2n=20 — Měsíček, Soják, 1972).

Cinna latifolia (Trev.) Griseb.

2n=28. Приморский край, окр. г. Арсеньева, лесистый С склон г. Халаза, 17 IX 1971, № 3375, Н. П.; Хабаровский край, Совгаванский р-н, окр. пос. Высокогорный, система р. Тумнин, по ручью, 14 IX 1972, № 3972, С. Речан.

(2n=28 — ХЧЦР, 1969).

* *Cleistogenes kitagawae* Honda.

2n=40. Амурская обл., окр. г. Благовещенска, близ сел. Верхний Благовещенск, щебнистый Ю склон, 18 VI 1975, № 4038, Н. П.; Приморский край, Хасанский р-н, приморские дюны, 15 VI 1962, № 297, А. С.

* *C. squarrosa* (Trin.) Keng.

2n=40. Амурская обл., окр. г. Благовещенска, близ сел. Верхний Благовещенск, Ю склон, 18 VI 1975, № 4040, Н. П.

° *Digitaria ciliaris* (Retz.) Koel.

2n=54. Приморский край, г. Владивосток, обочина дороги в районе ст. Первая Речка, 28 IX 1974, № 154, Д. Воробьев.

(2n=36, 54, 60 — ХЧЦР, 1969).

* *Echinochloa caudata* Roshev.

2n=36. Хабаровский край, левобережье Амура против г. Хабаровска, старица оз. Большое у пос. Приамурский, 22 IX 1970, № 3106, Н. П.; Приморский край, Хорольский р-н, окр. сел. Сиваковка, на рисовом поле, 16 IX 1971, № 3941, А. Клочко.

Elymus ciliaris (Trin.) Tzvel. ssp. *ciliaris.*

2n=28. Приморский край: 1) окр. г. Владивостока в р-не ст. Океанская, обочина дороги, 7 VII 1974, № 3874, Н. П.; 2) Шкотовский р-н, у сел. Анисимовка, на выгоне, 8 VII 1973, № 3948, Т. Нечаева.

(2n=28 — ХЧЦР, 1969).

* *E. confusus* (Roshev.) Tzvel. var. *pubiflorus* (Roshev.) Tzvel.

2n=28. Амурская обл., Джелтулакский р-н, 107-й км трассы БАМ—Тында, левый берег р. Маршегири, песчаная осыпь, 26 VI 1975, № 4260, Э. Рудыка.

* *E. pendulinus* (Nevski) Tzvel. ssp. *pendulinus.*

2n=28. Хабаровский край, система р. Амур, окр. сел. Петропавловка, кустарниковые заросли у берега оз. Петропавловское, 5 VII 1971, № 3278, Н. П.; Приморский край, окр. г. Владивостока, близ пос. Океанская, вершина сопки, среди кустарников, 19 VI 1971, № 3370, Н. П.

E. pendulinus × *Elymus ciliaris.*

2n=28. Приморский край, Хасанский р-н, п-ов Гамова, бухта Астафьева, склон сопки, арундинелловый луг, 17 VIII 1974, № 3896, Н. П.

×*Elyhordeum arcuatum* W. Mitch. et Hodgs. (*Elymus sibiricus* L.× ×*Hordeum jubatum* L.).

2n=28. Приморский край, г. Владивосток, на пустыре у ст. Морской Городок, 21 IX 1974, № 3939, Н. П.

(2n=28 — Mitchell, Hodgson, 1968).

Eriochloa villosa (Thunb.) Kunth.

2n=54. Приморский край, Ханкайский р-н, окр. сел. Новоселище, сорное на картофельном поле, 8 IX 1974, № 3945, Н. П.

(2n=54 — Авдулов, 1928).

Glyceria leptolepis Ohwi.

2n=20. Приморский край: 1) Уссурийский р-н, 5 км от сел. Горнотаежное, долина р. Комаровки, у ручья, 16 IX 1974, № 3937, Н. П.; 2) о. Рейнеке в заливе Петра Великого, заболоченный берег ручья в центральной части острова, 8 VIII 1974, № 3883, Н. П.; 3) Хасанский р-н, п-ов Гамова, бухта Астафьева, пологий склон сопки, у ручья, 17 VIII 1974, № 3893, Н. П.

(2n=20 — Соколовская, Пробатова, 1973б).

G. leptorhiza (Maxim.) Kom.

2n=20. Хабаровский край: 1) Ульчский р-н, 20 км к С от сел. Софийское-на-Амуре, луг, 28 VII 1975, № 4216, А. Гламаздина; 2) Смидовичский р-н Еврейской автоном. обл., окр. ж.-д. ст. Волочаевка, сырой луг у озера, 10 IX 1976, № 4464, Н. П.

(2n=20 — Соколовская, Пробатова, 1973б).

Hordeum jubatum L.

2n=28. Приморский край, пос. Шкотово, на обочине дороги, 7 X 1970, № 3129, Н. П.

(2n=14, 28, 42 — ХЧЦР, 1969).

* *Hystrix coreana* (Honda) Ohwi (*Asperella coreana* (Honda) Nevski.)

2n=28. Приморский край: 1) окр. г. Арсеньева, З склон г. Халаза, каменные россыпи, 16 XI 1971, № 3377, Н. П.; 2) Партизанский р-н, окр. сел. Ворошиловка, С склон хр. Чандалаз, под пологом леса из *Quercus dentata*, 9 X 1970, № 3125, Н. П.

Koeleria ascoldensis Roshev.

2n=14. Приморский край: 1) г. Владивосток, Уссурийский залив, бухта Тихая, щебнистый склон морской террасы, 28 VIII 1974, № 3922, Н. П.; 2) о. Рейнеке в заливе Петра Великого, луг в центральной части острова, 8 VIII 1974, № 3880, Н. П.; 3) там же, склон морской террасы у Ю берега острова, 9 VIII 1974, № 3885, Н. П.; 4) Хасанский р-н, бухта Перевозная, сухие щебнистые участки морского берега, 29 VIII 1974, № 3924, Н. П.; 5) п-ов Гамова, бухта Астафьева, песчаная супралитораль, 20 VIII 1974, № 3901, Н. П.; 6) там же, гребень небольшого хребта, на скалистых уступах, 20 VIII 1974, № 3904, Н. П.; 7) там же, щебнистая вершина холма, 21 VIII 1974, № 3908, Н. П.; 8) на приморских скалах в бухте Астафьева, 21 VIII 1974, № 3909, Н. П.; 9) мыс Шульца, по гребню сопки на скалистых уступах, 23 VIII 1974, № 3914, Н. П.

(2n=14 — Соколовская, Пробатова, 1975).

K. cristata (L.) Pers. ssp. *cristata.*

2n=28. Амурская обл.: 1) у г. Благовещенска, на ж.-д. насыпи, 18 VI 1975, № 4042, Н. П.; 2) там же, 18 VI 1975, № 4198, Н. П.; 3) окр. г. Благовещенска, близ сел. Верхний Благовещенск, щебнистый Ю склон, 18 VI 1975, № 4037, Н. П.; 4) там же, 18 VI 1975, № 4039, Н. П.; Приморский край, Ханкайский р-н, окр. сел. Новоселище, закустаренный луг в нижней части склона, 7 IX 1974, № 3926, Н. П.

(2n=14, 28, 42, 70 — ХЧЦР, 1969; 2n=28 — Соколовская, Пробатова, 1975).

Leymus chinensis (Trin.) Tzvel.

2n=28. Амурская обл., Селемджинский р-н, 7 км к С от пос. Норск, обочина дороги, 19 VIII 1976, № 4439, Н. П.; Приморский край, окр. г. Владивостока в районе ст. Чайка, близ ж.-д. насыпи, 29 VI 1969, № 1790, Н. П.

(2n=28 — Гузик, 1973, цит. по Цвелеву, 1976).

* *Melica turczaninowiana* Ohwi.

2n=18. Хабаровский край, система р. Амур, окр. сел. Петропавловка, обрывы у берега оз. Петропавловское, 2 VII 1971, № 3255, Н. П.; Приморский край, Уссурийский заповедник, Ю склон, на скалах, 12 X 1970, № 3127, Н. П.

* *Microstegium nodosum* (Kom.) Tzvel.

2n=40. Приморский край: 1) окр. г. Владивостока, близ ж.-д. ст. Санаторная, влажный луг, 31 VII 1970, № 2482, Н. П.; 2) Хасанский р-н, заповедник, «Кедровая падь», опушка леса, 6 IX 1971, № 3367, Н. П.

Muhlenbergia huegelii Trin.

2n=40. Приморский край: 1) Яковлевский р-н, 32 км к С от ж.-д. ст. Варфоломеевка, перевал Кедровый, смешанный лес, 18 IX 1971, № 3376, Н. П.; 2) Партизанский р-н, окр. сел. Ворошиловка, средняя часть склона хр. Чандалаз, высокотравный луг, 9 X 1970, 3192, Н. П.; 3) Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», склон сопки, по руслу пересохшего лесного ручья, 6 IX 1971, № 3362, Н. П.

(2n=40, 42 — ХЧЦР, 1969; n=20 — Mehra, Sharma, 1975).

M. japonica Steud.

2n=40. Хабаровский край, 29 км к В от г. Хабаровска, у ж.-д. ст. Хехцир, вторичный луг, 19 IX.1976, № 4488, Н. П.; Приморский край, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», опушка леса, 6 IX 1971, № 3360, Н. П.

(2n=42 — ХЧЦР, 1969).

Neomolinia fauriei (Hack.) Honda (*Diarrhena fauriei* (Hack.) Ohwi).

2n=38. Приморский край: 1) Уссурийский заповедник, подножье склона сопки, 12 X 1970, № 3121, Н. П.; 2) Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», ЮЗ склон, пересохшее русло лесного ручья, 4 IX 1971, № 3361, Н. П.

(2n=38 — Tateoka, 1957a).

* *N. mandshurica* (Maxim.) Honda (*Diarrhena mandshurica* Maxim.).

2n=38. Хабаровский край, система р. Амур, окр. сел. Петропавловка, долинный кедрово-широколиственный лес, 4 VII 1971, № 3259, Н. П.; Приморский край, Партизанский р-н, окр. сел. Ворошиловка, подножье хр. Чандалаз, долинный лес, 9 X 1970, № 3196, Н. П.

Panicum bisulcatum Thunb.

2n=36. Хабаровский край, левобережье Амура против г. Хабаровска близ пос. Приамурский, сырой луг, 22 IX 1970, № 3178, Н. П.

(2n=36, 54 — ХЧЦР, 1969).

*° *Panicum capillare* L. ssp. *barbipulvinatum* (Nash) Tzvel.

2n=18. Приморский край, г. Владивосток, на обочине ж.-д. полотна в районе ст. Первая Речка, 28 IX 1974, № 3974, Н. П.

Phragmites japonicus Steud.

2n=48. Приморский край: 1) окр. г. Владивостока в районе ст. Чайка, сырой луг, 22 VII 1970, № 2476, Н. П.; 2) Хасанский р-н, окр. ст. Приморская, на откосе, 5 IX 1971, № 3365, Н. П.; 3) п-ов Гамова, бухта Астафьева, у прибрежных скал. 20 VIII 1974, № 3906, Н. П.

(2n=48 — Гурзенков, 1973).

° *Poa compressa* L.

2n=42. Приморский край: 1) Надеждинский р-н, окр. пос. Сиреневка, обочина дороги, 3 X 1976, № 4499, Н. П.; 2) Хасанский р-н, п-ов Гамова, бухта Витязь, у дороги за поселком, 21 VIII 1974, № 3907, Н. П.

(2n=14, 35, 39, 42, 49, 50, 56 — ХЧЦР, 1969; 2n=42 — Соколовская, Пробатова, 1973а).

P. ochotensis Trin. (*P. sphondylodes* Trin.).

2n=28. Приморский край: 1) о. Рейнеке в заливе Петра Великого, осыпи на склоне морской террасы у южного берега, 9 VIII 1974, № 3886, Н. П.; 2) там же, прибрежные скалы, 10 VIII 1974, № 3889, Н. П.

2n=42. Хабаровский край, правый берег р. Амур близ г. Хабаровска, у ж.-д. ст. Амур, на щебне, 12 IX 1976, № 4484, Н. П.

2n=49. Хабаровский край, Ульчский р-н, окр. сел. Тыр, на скалах берега р. Амур, 23 VII 1972, № 4299, Н. Шага.

(2n=28 — ХЧЦР, 1969; 2n=42 — Соколовская и Пробатова, 1968).

* *P. sergievskajae* Probat. 1971, Новости систем. высш. раст. 8 : 28.

2n=42. Амурская обл., Джелтулакский р-н, окр. пос. Тындинский, берег р. Гиткан (приток р. Зеи), опушка пойменного леса, 7 VI 1975, № 4016, Н. П.

* *P. sichotensis* Probat. 1973, Новости систем. высш. раст. 10 : 68.

2n=42. Приморский край: 1) Надеждинский р-н, окр. сел. Тереховка, правый берег р. Раздольной, С склон сопки, дубняк, 13 VIII 1974, № 3916, Н. П.; 2) о. Рейнеке в заливе Петра Великого, низколесье в центральной части острова, 8 VIII 1974, № 3947, Н. П.; 3) Хасанский р-н, п-ов Гамова, бухта Витязь, кустарниковые заросли в нижней части склона, 21 VIII 1974, № 3946, Н. П.

2n=49—50. Приморский край: 1) окр. г. Владивостока, долина Черной речки в районе ст. Океанская, опушка леса, 20 VI 1968, № 1223, Н. П.; 2) окр. г. Владивостока близ ст. Спутник, долина р. Лянчихе, на откосе старой ж.-д. насыпи, 17 VI 1971, № 3234, Н. П.; 3) Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», ЮЗ склон сопки, дубняк, 4 IX 1971, № 3358, Н. П.

2n=56. Приморский край: 1) окр. г. Владивостока в районе ст. Чайка, дубняк, 29 VII 1970, № 2507, Н. П.; 2) Хасанский р-н, п-ов Гамова, бухта Астафьева, парковый дубняк из *Quercus dentata* на склоне, 17 VIII 1974, № 3895, Н. П.

2n=70. Приморский край, окр. г. Владивостока в районе ст. Океанская, верхняя треть южного склона, лес, 19 VI 1971, № 3371, Н. П.

P. skvortzovii Probat. 1973, Новости систем. высш. раст. 10 : 72 (*P. pseudonemoralis* Skvortz., non Schur, 1866).

2n=28. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. сел. Тереховка, правый берег р. Раздольной, дубняк в верхней части склона, 13 VIII 1974, № 3915, Н. П.

2n=35. Приморский край, окр. г. Владивостока, перевал Лянчихе—Шамора, осыпи на Ю склоне, 17 VI 1971, № 3235, Н. П.

2n=42. Амурская обл., Джелтулакский р-н, 70 км от ж.-д. ст. Тында в сторону ст. БАМ, окраина лиственничной мари, у насыпи, 23 VI 1975, № 4245, Э. Рудыка.

(2n=42 — Соколовская, Пробатова, 1968, 1973а)

P. skvortzovii×*Poa sichotensis*.

2n=42. Приморский край, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», левобережье р. Кедровой, ЮЗ склон, дубняк, 2 IX 1971, № 3356, Н. П.

P. ussuriensis Roshev.

2n=28. Приморский край, Тернейский р-н, окр. сел. Перетычиха, долина р. Единки в 7 км от устья, чозениевый лес с *Mimulus stolonifer*, 16 VII 1974, № 3943, С. Речан.

(2n=28 — Соколовская, Пробатова, 1973а, 1975).

° *Polypogon monspeliensis* (L.) Desf.

2n=28. Приморский край, г. Владивосток, на запасных путях у ж.-д. ст. Первая Речка, 21 IX 1974, № 4324, Н. П.

(2n=28 — ХЧЦР, 1969).

° *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl.

2n=42. Амурская обл., у г. Благовещенска близ ж.-д. насыпи, 18 VI 1975, № 4041, Н. П.; Хабаровский край, Смидовичский р-н Еврейской автоном. обл., окр. пос. Волочаевка, обочина дороги, 10 IX 1976, № 4469, Н. П.

(2n=14, 28, 42 — ХЧЦР, 1969; 2n=42 — Соколовская, Пробатова, 1975).

P. hauptiana Krecz.

2n=28. Амурская обл.: 1) Джелтулакский р-н, пос. Тындинский, сырые участки луга близ дороги, 12 VI 1975, № 4044, Н. П.; 2) там же, берег р. Тынды, 5 VI 1975, № 4011, Н. П.; 3) Свободненский р-н, сел. Малая Сазанка, обочина дороги, 13 VIII 1976, № 4407, Н. П.; 4) Мазановский р-н, окр. сел. Новокиевский Увал, у дороги, 25 VIII 1976, № 4449, Н. П.; 5) левый берег р. Зеи у пос. Мазаново, на галечнике, 18 VIII 1976, № 4432, Н. П.; 6) 43 км к З от г. Свободный, обочина дороги у ж.-д. ст. Ледяная, 16 VIII 1976, № 4434, Н. П.; Хабаровский край, левобережье Амура против Хабаровска, обочина дороги в пос. Приамурский, 8 IX 1976, № 4467, Н. П.; Приморский край: 1) окр. г. Владивостока в районе ст. Чайка, сырой приморский луг, 3 VIII 1974, № 3879, Н. П.; 2) о. Скребцова в Амурском заливе, выбитый луг на приморском склоне, 1 VIII 1974, № 3925, В. Селедец; 3) о. Рейнеке, Ю берег, у ручья близ стоянки туристов, 8 VIII 1974, № 3884, Н. П.; 4) Хасанский р-н, п-ов Гамова, бухта Витязь, сырые участки берега близ дороги, 23 VIII 1974, № 3912, Н. П.

(2n=14, 28 — ХЧЦР, 1969; 2n=28 — Соколовская, Пробатова, 1975).

*° *P. tenuissima* Litv. ex Krecz.

2n=14. Приморский край, г. Владивосток, на пустыре у ж.-д. полотна близ ст. Первая Речка, 28 IX 1974, № 3940, Н. П.

Schizachne callosa (Turcz.) Roshev.

2n=20. Приморский край, окр. г. Владивостока в районе ст. Океанская, кедрово-широколиственный лес, 6 VI 1971, № 3237, Н. П.

(2n=20 — Tateoka, 1957б).

Spodiopogon sibiricus Trin.

2n=40. Приморский край: 1) Черниговский р-н, окр. пос. Черниговка, склон сопки, 10 VI 1962, № 257, А. С.; 2) Надеждинский р-н, окр. сел. Тереховка, правый берег р. Раздольной, дубняк на Ю склоне, 13 VIII 1974, № 3890, Н. П.; 3) Партизанский р-н, окр. сел. Ворошиловка, склон хр. Чандалаз, 9 X 1970, № 3130, Н. П.; 4) Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», ЮЗ склон, дубняк, 4 IX 1971, № 3364, Н. П.

(2n=40, 40—42 — ХЧЦР, 1969).

Trisetum sibiricum Rupr. s. l.

ssp. *sibiricum*.

2n=14. Амурская обл., Селемджинский р-н, 7 км к С от пос. Норск, долинный луг, 19 VIII 1976, № 4537, Н. П.; Хабаровский край, Совгаванский р-н, мыс Меньшикова, лиственничник багульниково-разнотравно-вейниковый, 20 VIII 1972, № 3950, С. Речан; Приморский край: 1) Хасанский р-н, п-ов Гамова, бухта Астафьева, арундинелловый луг на склоне, 17 VIII 1974, № 3897, Н. П.; 2) о. Фуругельма, 27 VII 1975, № 4285, Е. Здоровьева.

(2n=14 — Соколовская, Пробатова, 1975).

ssp. *umbratile* (Kitag.) Tzvel.

2n=14. Приморский край, о. Рейнеке в заливе Петра Великого, кустарниковые заросли в центральной части острова, 8 VIII 1974, № 3882, Н. П.

(2n=14 — Соколовская, Пробатова, 1975).

Zizania latifolia (Griseb.) Stapf.

2n=30. Хабаровский край, левобережье Амура против Хабаровска, окр. пос. Приамурский, зарастающее озеро, 14 IX 1976, № 4472, Н. П.; Приморский край, Ханкайский р-н, окр.

сел. Астраханка, заболоченная низина у берега оз. Ханка, 8 VIII 1976, № 4401, Н. П.

(2n=30, 34 — ХЧЦР, 1969).

Zoysia japonica Steud.

2n=40. Приморский край, Хасанский р-н, 10 км к С от пос. Хасан, Голубиный утес, пески морского берега, 5 VII 1970, № 2453, Н. Туманова.

(2n=40 — ХЧЦР, 1969).

Почти половина изученных нами злаков встречается в СССР лишь в южных районах советского Дальнего Востока. Среди них виды *Neomolinia*, *Zoysia japonica*, *Microstegium nodosum*, *Hystrix coreana*, *Elymus ciliaris*, *Koeleria ascoldensis*, *Phragmites japonica*, *Glyceria leptolepis*, *Poa ussuriensis*, *P. sichotensis* и другие — это восточноазиатские, преимущественно континентальные виды.

Zoysia japonica в СССР известна в единственном местонахождении на юге Хасанского района в Приморском крае (Валова, 1963); оно является одновременно и самой северной точкой ареала вида. Нами подтверждены данные о хромосомном числе 2n=40.

Phragmites japonica, имеющий характерные длинные стелющиеся побеги с волосистыми узлами, встречается только на юге Приморского края и на южных Курильских островах (Кунашир). У этого вида, еще сравнительно мало изученного в кариологическом отношении, наши исследования подтвердили число хромосом 2n=48. Это отличает его от почти космополитного вида *P. australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (*P. communis* Trin.), полиморфного как в отношении морфологических признаков, так и по числам хромосом. *P. japonica*, по всей вероятности, является тетраплоидом, с основным числом хромосом x=12.

Arundinella hirta s. l. — единственный в СССР представитель этого преимущественно тропического рода; он характеризуется значительным полиморфизмом, ssp. *anomala* — более континентальная и более северная эколого-географическая раса, чем ssp. *hirta* (Цвелев, 1963). Для обоих подвидов нами установлено число хромосом 2n=34—36. В Японии известны три кариологические расы *A. hirta* — с 2n=28, 34 и 56; число хромосом 2n=34 характерно также для *A. riparia* Honda (Tateoka, 1969). Остается неясным вопрос об основном числе хромосом (x) у *A. hirta*. По-видимому, у него исходное число x=7, хотя для многих видов *Arundinella* Raddi указывается также x=10 (ХЧЦР, 1969). Основные числа хромосом x=17 и 18 (2n=34, 36) могут рассматриваться как результат амфиплоидии.

Восточноазиатский род *Neomolinia* Honda был выделен из рода *Diarrhena* Beauv. на основании строения колосков, зерновок и данных по хромосомным числам (Tateoka, 1960). У всех видов *Neomolinia*, в том числе и у впервые исследованного нами *N. mandshurica*, хромосомное число (2n) равно 38, а у *Diarrhena americana* Beauv. 2n=60 (Tateoka, 1960; Koyama, Kawano, 1964). В роде *Neomolinia* встречается очень необычное для «фестукоидных» злаков, вероятно вторичное, «амфиплоидное» основное число хромосом x=19. По Татеока (1960), 2n=38 является результатом утраты двух хромосом первоначально тетраплоидного числа 40 (при x=10).

Впервые исследован в кариологическом отношении *Poa sichotensis*, вид из родства *P. nemoralis* L. s. l. Это — эндем флоры СССР, характерный для горных широколиственных лесов Приморского края (был описан с Сихотэ-Алиня). Наиболее характерные признаки *P. sichotensis*: стебли под соцветием и влагалища листьев шероховатые, стеблевые узлы в количестве 5—6 (7), распределенные по всей длине стебля; пластинка верхнего листа в 3—4 раза превышает его влагалище; волоски каллуса развиты слабо, членики оси колоска и верхние цветковые чешуи между килями волосистые. Для растений характерна более или менее сизоватая окраска. У *P. sichotensis* нами установлены следующие числа хромосом: 2n=42, 49—50, 56, 70. У исследованных образцов растений мы не обнаружили корреляции между числом хромосом, габитусом и морфологическими

признаками. Однако у образца № 3895 с п-ова Гамова (2n=56) каллус нижних цветковых чешуй голый, опушение вдоль жилок почти отсутствует. Пыльники у *P. sichotensis* часто недоразвиты.

Другим характерным видом Приморья и Приамурья является *Poa skvortzovii*. За пределами СССР он встречается в северо-восточном Китае и на п-ове Корея. *P. skvortzovii* замещает предыдущий вид в более сухих дубняках, на каменистых обнажениях и в кустарниковых зарослях на опушках. У *P. skvortzovii* мы также выявили ряд хромосомных чисел: 2n=28, 35, 42. Наиболее часто встречается гексаплоидная раса с 2n=42. *P. skvortzovii* отличается значительным полиморфизмом. Был исследован образец № 4245 (2n=42), взятый близ северной границы ареала вида; в некоторых колосках метелки у него имеется опушение вдоль промежуточных жилок нижней цветковой чешуи. У образца № 3235 (2n=35) отсутствует пучочек волоконцев каллуса, а членики оси колоска волосистые; верхние междоузлия на всем их протяжении шероховатые. Более существенных морфологических различий у растений с разными числами хромосом не обнаружено. Гибрид *P. skvortzovii*×*P. sichotensis* встречается относительно редко, так как совместное обитание у родительских видов обычно не наблюдается, а в сроках цветения у них имеется 10—15-дневный интервал. У гибридных растений (образец № 3356, 2n=42) стебли с 2—4 узлами, верхний узел расположен у середины стебля (у *P. skvortzovii* — в нижней трети), пластинка верхнего листа лишь слегка превышает по длине его влагалище; членики оси колоска голые или волосистые; пучочка волоконцев на каллусе нет, а опушение на нижних цветковых чешуях почти отсутствует; побеги в нижних узлах приподнимающиеся, что нередко наблюдается у *P. sichotensis*. Пыльники, а отчасти и колоски гибридных растений недоразвиты.

У *Poa ochotensis*, широко распространенного в Приморье и Приамурье в редколесьях, на скалах и осыпях, мы выявили три хромосомных числа — 2n=28, 42 и 49, причем последнее до сих пор не было известно (образец № 4299). У этого образца имеется опушение на члениках оси колоска, на промежуточных жилках нижней цветковой чешуи и на верхней цветковой чешуе между килями. Подобные морфологические отклонения иногда наблюдаются у растений в северной части ареала вида. Высокая всхожесть семян образца № 4299 может рассматриваться как косвенное указание на апомиктический способ размножения у *P. ochotensis*.

Все 3 вида мятлика — *P. ochotensis*, *P. skvortzovii* и *P. sichotensis* — относятся к секции *Stenopoa* Dum. Они обладают признаками апомиктов, такими, как нестабильность числа хромосом, наличие внутривидовых полиплоидных и анеуплоидных рядов, частое недоразвитие пыльников, высокая всхожесть семян.

Нами впервые исследован также *Poa sergievskajae* — вид из родства *P. pratensis* L. s. l., описанный из лиственничных лесов Амурской области (бассейн р. Зеи) и распространенный по всему Приамурью, на юге Якутии и в Забайкалье. Для этого вида характерны продолговатые метелки с очень тонкими, иногда почти гладкими веточками; колосковые чешуи узкие, слегка серповидно-изогнутые; пластинки листьев вегетативных побегов узкие, длинные; подземные побеги очень тонкие; растения сизовато- или светло-зеленые. Пыльники в цветках нередко недоразвитые. *P. sergievskajae*, для которого нами установлено число хромосом 2n=42, видимо, является гибридогенным видом; один из возможных предков его — лесной диплоидный (2n=14) вид *P. sibirica* Roshev., с которым *P. sergievskajae* сходен габитуально.

Poa ussuriensis — характерный вид долинных широколиственных лесов юга Приморья. Нами изучены образцы, собранные близ северной границы его ареала; определено хромосомное число 2n=28, вновь подтвердившее наше заключение (Соколовская, Пробатова, 1968, 1973а) о кариологической константности видов секции *Homalopoa* Dum.

Большинство многочисленных видов рода *Elymus* L. характеризуется хромосомным числом 2n=28. У впервые исследованной разновидности

E. confusus var. *pubiflorus* нижние цветковые чешуи по всей поверхности рассеянно-волосистые, влагалища нижних листьев коротковолосистые и стебли в узлах щетинистые. Она распространена, по Н. Н. Цвелеву (1976), в Якутии и в более северных районах Дальнего Востока. Очень возможно, что она заслуживает ранга самостоятельного подвида.

Обнаруженный нами на п-ове Гамова в Приморском крае плодовитый естественный гибрид *E. pendulinus*×*E. ciliaris* характеризуется следующими признаками: колосья узкие, колоски прижаты к оси соцветия, ости слабо отогнуты при подсыхании (как у *E. pendulinus*), нижние цветковые чешуи на спинке с рассеянными жесткими щетинками, а пластинки листьев сверху коротковолосистые. Вместе с тем имеются признаки *E. ciliaris* — колосковые чешуи большей частью с шестью жилками, верхние цветковые чешуи на 2.5—3 (4) мм короче нижних. У гибридных растений встречаются недоразвитые пыльники и зерновки.

Межродовой гибрид ×*Elyhordeum arcuatum* был обнаружен там, где совместно произрастают родительские виды — *Elymus sibiricus* и *Hordeum jubatum* (оба вида, как и гибрид, имеют числа хромосом 2n=28). Гибрид образует крупные дерновины; листья и колосья — промежуточного типа, соцветия, едва наклоняющиеся (у *E. sibiricus* — повислые), ости относительно короткие (в сравнении с *H. jubatum*), при подсыхании ось колосьев распадается на членики (что несвойственно роду *Elymus*). Этот гибрид, по-видимому, стерильный.

Koeleria ascoldensis относится к группе древних диплоидных видов рода. Этот вид обитает на берегах Японского моря, а в СССР встречается лишь в Приморском крае. Для *K. ascoldensis* наиболее характерны следующие признаки: густое опушение стеблей под соцветием на всем протяжении верхнего междоузлия; голые и жесткие пластинки листьев; голые (редко — очень слабо волосистые в нижней части) нижние цветковые чешуи; метелки часто лопастные, не цилиндрические.

Koeleria cristata ssp. *cristata* — очень полиморфный подвид, широко распространенный в континентальных районах южной части Дальнего Востока. Образец № 4037 с густоволосистыми влагалищами и пластинками листьев относится к var. *amurensis* (Domin) Tzvel. У образцов №№ 3926 и 4198 листья также в различной степени волосистые, у остальных — голые. Несмотря на полиморфизм, число хромосом 2n=28 у ssp. *cristata*, по-видимому, является стабильным.

У восточносибирского вида *Arctopoa subfastigiata* в южных районах Дальнего Востока, а также в Якутии нами вновь подтверждено хромосомное число 2n=42. Приводившиеся ранее для этого вида числа 2n=90—91+2B, 97 (Hartung, 1946), несомненно, ошибочны. Имеются основания считать, чо все виды *Arctopoa* дифференцировались на гексаплоидном уровне (Пробатова, 1974, 1975). Редукция опушения колосков, свойственная *A. subfastigiata*, у образца № 3252 неполная — на каллусе иногда наблюдаются единичные короткие и жесткие волоски.

Новые многочисленные определения хромосомного числа у *Puccinellia hauptiana* (2n=28) подтверждают наше заключение о том, что в отличие от *P. distans* этот вид является тетраплоидом. Подавляющее большинство видов *Puccinellia*, по-видимому, имеет стабильные хромосомные числа.

Нами определены также числа хромосом у некоторых адвентивных видов злаков южной части Дальнего Востока. Из них наибольший интерес представляют таксоны, впервые исследованные в кариологическом отношении (*Puccinellia tenuissima*, *Panicum capillare* ssp. *barbipulvinatum*), а также растения, редкие для Приморья и Приамурья (*Digitaria ciliaris*, *Agropyron pectinatum*, *Polypogon monspeliensis*).

ЛИТЕРАТУРА

А в д у л о в Н. П. (1928). Систематическая кариология семейства *Gramineae*. Дневник Всесоюзн. съезда ботаников (1928), I. Л. — В а л о в а З. Г. (1963). Новый род и вид для флоры СССР — *Zoysia japonica* Steudel (сем. *Gramineae*). Бот. ж., 48, 2. — Г у р з е н к о в Н. Н. (1973). Исследование хромосомных чисел растений

юга Дальнего Востока. Комаровские чтения, XX. Владивосток. — Пробатова Н. С. (1974). О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (*Poaceae*). Нов. сист. высш. раст., 11. — Пробатова Н. С. (1975). Новые сведения об *Arctopoa trautvetteri* (Tzvel.) Probat. (*Poaceae*). Нов. сист. высш. раст., 12. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1968). Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. I. Бот. ж., 53, 12. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1973а). Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L., II. Бот. ж., 58, 1. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1973б). Числа хромосом дальневосточных видов рода *Glyceria* R. Br. Бот. ж., 58, 9. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1974а). Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Agrostis* L. Бот. ж., 59, 9. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова (1974б). Числа хромосом некоторых видов *Alopecurus* L. флоры СССР. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биол., 4. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1975). Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР, I. Бот. ж., 60, 5. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1976). Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов. Бот. ж., 61, 3. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Цвелев Н. Н. (1963). Род *Arundinella* Raddi в СССР. Заметки о злаках флоры СССР, III. Бот. матер. Герб. БИН АН СССР, 22. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. — Hartung M. (1946). Chromosome numbers in *Poa*, *Agropyron* and *Elymus*. Amer. J. Bot., 33, 6. — Koyama T., Sh. Kawano. (1964). Critical taxa of grasses with North American and Eastern Asiatic distribution. Canad. J. Bot., 42, 7. — Löve A. (1967). IOPB chromosome number reports, XIV. Taxon, 16. — Mehra P. N., M. L. Sharma. (1975). Cytological studies in some Central and Eastern Himalayan grasses. III. The *Agrostideae*, *Aveneae*, *Brachypodieae*, *Bromeae*, *Festuceae*, *Phalarideae* and *Triticeae*. Cytologia, 40, 2. — Měsíček J., J. Soják. (1972). Chromosome studies in Mongolian plants. Preslia, 44. — Mitchell W. W., H. J. Hodgson. (1968). Hybridization within the *Triticeae* of Alaska: a new × *Elyhordeum* and comments. Rhodora, 70. — Tateoka T. (1957a). Systematic problem of the genus *Diarrhena*. Notes on some grasses, III. Bot. Mag. (Tokyo), 70, 823. — Tateoka T. (1957б). Systematic position of the genus *Brachyelytrum*. Notes on some grasses, IV. J. Jap. Bot., 32. — Tateoka T. (1960). Some thoughts on *Festuceae*, *Festucinae* with special reference to their morphology. Notes on some grasses. X. Canad. J. Bot., 38, 6. — Tateoka T. (1969). *Arundinella riparia* and *A. hirta* (*Gramineae*). Bull. Nat. Sci. Mus., 12, 4.

Ленинградский
государственный университет
и
Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
АН СССР,
Владивосток.

Получено 18 VI 1976.

SUMMARY

Chromosome numbers are studied in 54 taxa of grasses from the Southern part of the Far East (Amur region and Primorie), as well as in two hybrids. 14 taxa were investigated for the first time. Notes on karyotaxonomy and geography of some taxa are presented.

УДК 581.543 : 631.547.4 [581.526.53+581.526.427] 581.524.44 : 477.75

В. Н. Голубев, В. Г. Кобечинская

РИТМИКА ЦВЕТЕНИЯ СТЕПНЫХ И ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ ЛЕСОСТЕПИ ПРЕДГОРНОГО КРЫМА

V. N. GOLUBEV, V. G. KOBECHINSKAYA. FLOWERING RHYTHMICS OF STEPPE AND FOREST COMMUNITIES OF THE CRIMEAN FOOT-HILL FOREST-STEPPE

Приводятся результаты изучения ритмов и продолжительности цветения растений, а также анализ кривых цветения зацветающих, цветущих и отцветающих видов (по средним многолетним фенологическим данным) эфемерово-ковыльной, петрофитной и типичной луговой степи, растительности известняковых обнажений и шибляка (из дуба пушистого) в окрестностях г. Симферополя. Преобладают по ритмам цветения поздневесенне-раннелетние фенотипы, но заметную роль играют также ранне-среднелетние, средне-поздневесенние и др. По продолжительности цветения выделяются короткоцветущие (до 1 месяца), среднецветущие (от 1 до 2 месяцев) и длительноцветущие (более 2 месяцев). Кривые цветения маркируют поздневесенне-раннелетний эколого-биологический оптимум развития степной растительности. Установлено тесное сходство луговых степей в предгорьях Крыма и в центральной лесостепи на равнине под Курском по длительности цветения компонентов и кривым цветения и отмечены существенные отличия от нагорной луговой степи на яйлах Крымских гор.

Ритмы цветения растений являются существенным элементом сезонного развития растительных сообществ. Представляет интерес как аналитическое, так и синтетическое изучение ритмики цветения конкретных ассоциаций и других таксонов растительности. К аналитическим относятся данные об их составе по ритмам цветения компонентов, длительности цветения и др. Синтетически ритмику цветения можно характеризовать кривыми цветения. Наибольшие подъемы кривых цветущих видов обычно совпадают с периодом эколого-биологического оптимума ассоциаций, с наибольшей их продуктивностью (Голубев, 1965). Ритмика цветения растительности тесно связана с экологическими факторами и испытывает некоторые колебания в разные годы. Поэтому репрезентативная характеристика ритмики цветения должна основываться на средних многолетних данных по ритмам цветения компонентов. Важное значение имеет проведение наблюдений за полным составом видов.

По кривым цветения растительности из разных ботанико-географических зон накоплены обширные материалы (Кожевников, 1937; Серебрякова, 1956; Сочава, Липатова, 1960; Шамардина, 1964; Борисова, 1965, 1972; Голубев, 1965, 1969, 1971а; Москаленко, 1966; Малышева, 1967, и др.), но, как правило, они относятся к отдельным годам наблюдений. Константные кривые по данным средних многолетних фенологических наблюдений составлены пока только для луговых степей европейской лесостепи (Голубев, 1965). Почти совершенно отсутствуют сведения о количественном составе сообществ по ритмам цветения слагающих их видов и длительности цветения.

Наши исследования ритмов цветения растений проводились в течение 1973—1975 гг. в семи ассоциациях естественной растительности лесостепи предгорного Крыма (и в соответствующих им участках) в окрестностях г. Симферополя. Изучены ассоциации: эфемерово-типчаково-тырсовая

(Stipa capillata[1]— Festuca rupicola [+Xeranthemum annuum]—Helianthemum salicifolium) (участок I), чаброво-асфоделиновая (Asphodeline taurica—Satureja taurica [+Helianthemum stevenii]) (II), разнотравно-прямокострово-типчаковая (Herbae+Zerna riparia—Festuca rupicola) (III), бородачево-типчаково-солнцецветовая (Botriochloa ischaemum—Festuca rupicola [+Inula ensifolia]—Helianthemum stevenii) (VII), шалфейно-подмаренниковая (Salvia nemorosa+Galium verum) (IV), шалфейно-венечниковая (Salvia scabiosifolia [+Jurinea stoechadifolia]—Anthericum ramosum) (V), дубово-кизилово-пролесниковая (Quercus pubescens—Cornus mas—Mercurialis perennis) (VI). Первая (I участок) может быть отнесена к формации эфемерово-ковыльной степи, ассоциация на II участке — к подтипу петрофитной, на III и VII участках — к подтипу типичной луговой степи. Растительность известняковых обнажений на второй куэсте Крымских гор (участки IV и V) близка к подтипу петрофитных луговых степей. Лесная растительность (участок VI) относится к формации дуба пушистого и представляет собой типичный шибляк. Район исследований расположен на высоте 250—285 м над ур. м. Среднегодовое количество осадков равно 465 мм, климат умеренно-континентальный (Бабков, 1961). Более подробная характеристика эдафических и фитоценотических особенностей объектов исследования приведена в работе Голубева и Кобечинской (1975).

Фенологические наблюдения проводились за всеми компонентами выделенных ассоциаций. Регулярно фиксировались точные сроки начала, массового и конца цветения видов. По трехлетним данным рассчитаны средние даты начала и конца цветения всех видов в каждой ассоциации в отдельности. Руководствуясь ранее разработанной методикой (Голубев, 1969), по датам начала и конца цветения вычислены эмпирические подекадные суммы зацветающих, цветущих и отцветающих видов сообществ. Затем методом скользящих средних по триадам эти эмпирические ряды сумм выравнены и по ним вычерчены кривые зацветающих, цветущих и отцветающих видов изученных ассоциаций, которые очень близки к константным (см. рисунок). Однако прежде чем перейти к анализу кривых цветения, рассмотрим классификацию ритмов цветения растений и количественный состав сообществ по типам ритмов компонентов.

Ритмы цветения растений лесостепи предгорного Крыма объединяются в 6 основных циклов (I—VI) в соответствии с периодами теплого времени года.[2] Внутри основных выделяются элементарные циклы, каждому из них присваивается цифровое обозначение соответственно разделению теплого времени года на 9 периодов (Голубев, 1965).

Ниже приводится классификация растений лесостепи предгорного Крыма по ритмам цветения на основе средних многолетних сроков цветения каждого вида.

I. Растения весеннего цикла цветения

Ранневесенние: *Gagea callieri*, *Crocus tauricus*, *Erophila praecox*.

Средневесенние: *Alyssum parviflorum*, *Carex nitida*, *C. michelii*, *Lamium amplexicaule*, *Saxifraga tridactylites*.

Поздневесенние: *Arenaria serpyllifolia*, *Medicago minima*, *Poa bulbosa*, *Polygonatum odoratum*, *Zerna tectorum*, *Silene conica*.

Ранне-средневесенние: *Adonis vernalis*, *Androsace elongata*, *Holosteum umbellatum*, *Ornithogalum fimbriatum*, *Viola ambigua*.

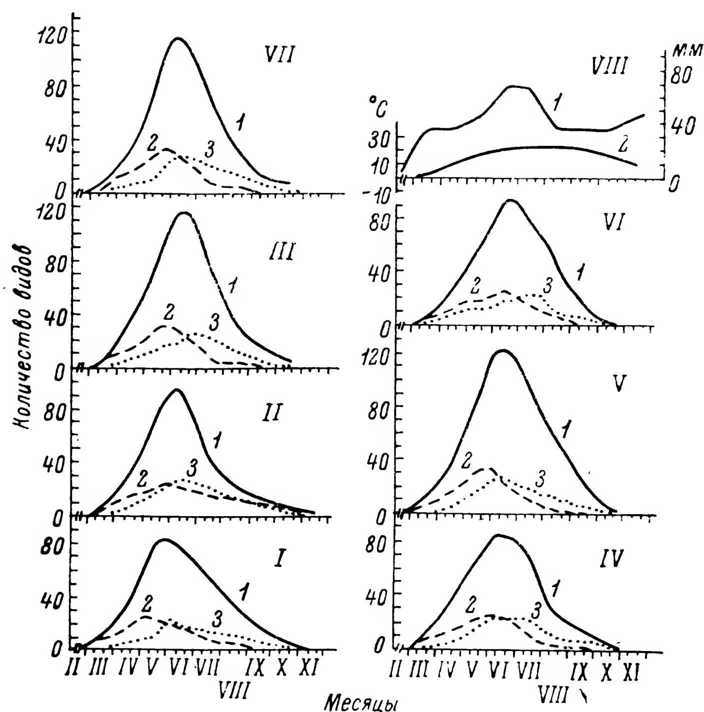
Средне-поздневесенние: *Alyssum obtusifolium*, *Camelina microcarpa*, *Meniocus linifolius*, *Muscari racemosum*, *Myosotis collina*.

Весенние (ранне-поздневесенние): *Taraxacum officinale*, *Thlaspi praecox*, *Viola kitaibeliana*.

---

[1] Латинские названия растений приводятся по «Определителю высших растений Крыма» (1972).

[2] Здесь принимаются следующие периоды вегетационного сезона: ранневесенний — март, средневесенний — апрель, поздневесенний — май, раннелетний — июнь, среднелетний — июль, позднелетний — август, раннеосенний — сентябрь, среднеосенний — октябрь, позднеосенний — ноябрь.



Кривые цветения растительных сообществ лесостепи предгорного Крыма по данным о средних многолетних сроках прохождения фаз цветения.

I — эфемерово-ковыльная степь; *II* — петрофитная луговая степь, *III* и *VII* — типичная луговая степь; *IV* и *V* — растительность известняковых обнажений; *VI* — шибляк дубовый. Подекадные суммы цветущих (*1*), зацветающих (*2*) и отцветающих (*3*) видов, выравненные методом скользящих средних по триадам.
VIII — климадиаграмма по среднемноголетним данным метеостанции г. Симферополя (*1* — среднемесячные осадки, *2* — среднемесячные температуры воздуха).

II. Растения весенне-летнего цикла цветения

Ранневесенне-раннелетние: *Erodium cicutarium.*

Средневесенне-раннелетние: *Alyssum rostratum*, *Galium tauricum*, *Poterium polygamum*, *Senecio vernalis*, *Reseda lutea.*

Средневесенне-среднелетние: *Polygala major*, *Thesium ramosum.*

Поздневесенне-раннелетние: *Euphorbia petrophila*, *Galium aparine*, *Nonnea pulla*, *Salvia nutans*, *Zerna cappadocica*, *Z. riparia.*

Поздневесенне-среднелетние: *Astragalus onobrychis*, *Helianthemum stevenii*, *Onobrychis gracilis*, *Salvia scabiosifolia.*

Поздневесенне-позднелетние: *Berteroa incana*, *Convolvulus arvensis*, *Fumana procumbens*, *Minuartia setacea.*

III. Растения летнего цикла цветения

Раннелетние: *Carduus nutans*, *Melica taurica*, *Lolium perenne*, *Poa compressa*, *P. sterilis*, *Thalictrum minus.*

Среднелетние: *Centaurea iberica*, *Falcaria vulgaris*, *Salvia sclaraea*, *Stipa capillata.*

Ранне-среднелетние: *Dianthus capitatus*, *Thymus callieri*, *Physospermum danaa*, *Rumia crithmifolia*, *Cynodon dactylon.*

Средне-позднелетние: *Centaurea diffusa*, *Lactuca serriola*, *Picris rigida*, *Teucrium polium*, *Trifolium arvense.*

Летние (ранне-позднелетние): *Achillea setacea*, *Ballota nigra*, *Galium calcareum*, *Pimpinella lithophila*, *Velesia rigida.*

IV. Растения летне-осеннего цикла цветения

Раннелетне-раннеосенние: *Asperula stevenii*, *Bupleurum exaltatum*, *Sideritis taurica*, *Scabiosa argentea*, *Xeranthemum annuum.*

Раннелетне-среднеосенние: *Asperula vestita*, *Matricaria recutita*, *Scutellaria stevenii.*

Среднелетне-раннеосенние: *Gypsophila glomerata*, *Centaurea sterilis*, *Nigella arvensis*, *Salsola ruthenica.*

Среднелетне-среднеосенние: *Campanula bononiensis*, *Asperula caespitans*, *Peucedanum tauricum*, *Satureja taurica.*

Позднелетне-раннеосенние: *Artemisia austriaca*, *Tribulus terrestris*, *Allium saxatile.*

Позднелетне-среднеосенние: *Erigeron canadensis*, *Solanum niger*, *Seseli pauciradiatum.*

V. Растения осеннего цикла цветения

Раннеосенние: *Hedera taurica*, *Hieracium malacotrichum.*

Среднеосенние: *Crocus speciosus.*

Ранне-среднеосенние: *Linosyris villosa.*

Осенние: *Linosyris vulgaris.*

Средне-позднеосенние: *Crocus speciosus.*

VI. Растения весенне-летне-осеннего цикла цветения

Поздневесенне-раннеосенние: *Diplotaxis tenuifolia.*

Петрофитная луговая степь (II участок) выделяется наибольшим числом (25) групп растений с различными ритмами цветения (табл. 1), в остальных ассоциациях — 21—23 группы. Среди фенотипов группа растений поздневесенне-раннелетнего цветения самая многочисленная на всех участках (от 16.6% на IV участке до 25.1% на VII), исключая дубовый шибляк, в котором доминируют ранне-среднелетние виды (23.1%). Последняя группа в остальных сообществах занимает второе место, кроме эфемерово-ковыльной степи, где это место принадлежит средне-поздневесенним растениям (12.3%). Указанная группа на других участках принимает значительное участие в составе фитоценозов и занимает 3—4-е места. Следует отметить также заметную роль поздневесенне-среднелетних и летних растений во всех ассоциациях.

Весьма показателен состав изученных ассоциаций по принадлежности видов к более крупным циклам цветения (табл. 1). Наиболее обильна группа видов весенне-летнего цветения на всех участках за исключением шибляка, где доминируют растения летнего цикла цветения. В эфемерово-ковыльной степи большую роль играют виды весеннего цикла цветения, что соответствует преобладанию в ней группы эфемеров. Довольно много весеннецветущих растений в дубовом шибляке, представленных здесь разнообразными эфемероидами и длительновегетирующими с весенним цветением, приуроченным к безлистной фазе леса.

По продолжительности цветения мы выделяем короткоцветущие растения с периодом цветения до 1 месяца (Серебрякова, 1956; Голубев, 1965) (*Androsace elongata*, *Ajuga laxmannii*, *Caucalis lappula*, *Euphorbia agraria*); среднецветущие, у которых цветение длится от 1 до 2 месяцев (*Galium tauricum*, *Iberis taurica*, *Taraxacum officinale*, *Thlaspi praecox*, *Veronica taurica*, *Vinca herbacea*), и длительноцветущие — более 2 месяцев (*Diplotaxis tenuifolia*, *Haplophyllum suaveolens*, *Linum tenuifolium*, *Lotus corniculatus*, *Xeranthemum annuum*).

Короткоцветущие растения преобладают в составе эфемерово-ковыльной степи (46%), растительности известняковых обнажений (40.5 и 47.7%), шибляке дубовом (46.3%) (табл. 2). Близка к ним по количеству видов группа среднепродолжительного цветения (от 39.5% на участке V до 48.3% на участке VII), а в луговой степи она играет определяющую роль (43.5%

ТАБЛИЦА 1

Состав видов степных и лесных сообществ лесостепи предгорного Крыма по ритмам цветения

Биогруппы	Эфемерово-ковыльная степь	Луговая степь			Растительность известняковых обнажений		Шибляк дубовый
		петрофитная	типичная				
	номера участков						
	I	II	III	VII	IV	V	VI
I							
Ранневесенние	2/1.1 *	1/0.4	1/0.5	1/0.5	2/0.9	1/0.4	3/1.4
Средневесенние	4/2.1	5/2.2	5/2.3	8/3.7	4/1.7	4/1.6	5/2.3
Поздневесенние	12/6.4	10/4.4	11/5.1	8/3.7	11/4.7	11/4.3	5/2.3
Ранне-средневесенние	10/5.2	5/2.2	7/3.3	5/2.3	10/4.3	8/3.1	13/6.0
Средне-поздневесенние	23/12.3	18/7.8	19/8.9	16/7.4	24/10.2	27/10.4	26/12.0
Весенние	5/2.6	3/1.3	3/1.4	3/1.4	4/1.7	2/0.8	1/0.5
Итого видов весеннего цикла цветения	56/29.7	42/18.3	46/21.5	41/19.0	56/23.5	53/20.6	53/24.5
II							
Ранневесенне-раннелетние	—	—	—	—	1/0.4	1/0.4	—
Средневесенне-раннелетние	11/5.8	10/4.4	10/4.7	13/6.0	16/6.8	15/5.8	14/6.5
Средневесенне-среднелетние	—	1/0.4	—	1/0.5	—	—	—
Поздневесенне-раннелетние	33/17.5	44/19.1	40/18.7	54/25.1	39/16.6	59/22.8	34/15.7
Поздневесенне-среднелетние	14/7.4	29/12.6	22/10.3	20/9.3	25/10.6	25/9.7	12/5.5
Поздневесенне-позднелетние	5/2.6	1/0.4	5/2.3	3/1.4	1/0.4	5/1.9	2/0.9
Итого видов весенне-летнего цикла цветения	63/33.3	85/36.9	77/36.0	91/42.3	81/34.8	104/40.6	62/28.6
III							
Раннелетние	9/4.8	12/5.2	9/4.2	9/4.2	10/4.3	11/4.3	10/4.6
Среднелетние	2/1.1	4/1.7	4/1.9	2/0.9	1/0.4	3/1.2	4/1.9
Ранне-среднелетние	19/10.1	30/13.0	34/15.9	32/14.9	39/16.6	36/13.9	50/23.1
Средне-позднелетние	8/4.2	7/3.0	7/3.3	9/4.2	9/3.8	11/4.3	7/3.2
Летние	15/7.9	17/7.4	21/9.8	16/7.4	15/6.4	10/3.9	14/6.5
Итого видов летнего цикла цветения	53/28.1	70/30.3	75/35.1	68/31.6	74/31.5	71/27.6	85/39.3
IV							
Раннелетне-раннеосенние	2/1.1	5/2.2	1/0.5	3/1.4	7/3.0	9/3.4	3/1.4
Раннелетне-среднеосенние	—	4/1.7	4/1.9	3/1.4	—	1/0.4	1/0.5
Среднелетне-раннеосенние	4/2.1	5/2.2	1/0.5	1/0.5	8/3.4	5/1.9	6/2.8
Среднелетне-среднеосенние	1/0.5	3/1.3	5/2.3	2/0.9	4/1.7	8/3.1	—
Позднелетне-раннеосенние	5/2.6	7/3.0	2/0.9	1/0.5	3/1.3	3/1.2	3/1.4

* Здесь и в других таблицах в числителе — абсолютное число видов, в знаменателе — их процент от общего числа видов в ассоциации.

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Биогруппы	Эфемерово-ковыльная степь	Луговая степь: петрофитная	Луговая степь: типичная		Растительность известняковых обнажений		Шибляк дубовый
	номера участков						
	I	II	III	VII	IV	V	VI
Позднелетне-среднеосенние	4/2.1	1/0.4	2/0.9	2/0.9	1/0.4	1/0.4	—
Итого видов летне-осеннего цикла цветения	16/8.4	25/10.8	15/7.0	12/5.6	23/9.8	27/10.4	13/6.1
V							
Раннеосенние	—	1/0.4	—	—	—	—	1/0.5
Среднеосенние	—	—	—	—	—	1/0.4	—
Ранне-среднеосенние	—	—	—	—	1/0.4	1/0.4	1/0.5
Ранне-позднеосенние	—	1/0.4	—	—	—	—	—
Средне-поздне-осенние	1/0.5	—	—	—	—	—	—
VI							
Поздневесенне-раннеосенние	—	1/0.4	—	2/0.9	—	—	1/0.5
Итого	189/100	225/97.5	213/99.6	214/99.4	235/100	258/100	216/100

на участке III, 48.3% — на участке VII). Длительноцветущие принимают незначительное участие в составе ценозов (от 8.9% на участке VI до 15.6% на участке II).

Вновь проведенные расчеты по нашим неопубликованным данным показали, что в равнинной луговой степи европейской лесостепи (Стрелецкая степь под Курском) короткоцветущие виды составляют 34.8%, среднецветущие — 52.2% и длительноцветущие — 13% (всего учтено 270 видов). При сопоставлении луговой степи равнинной лесостепи и предгорной лесостепи Крыма по продолжительности цветения их компонентов обнаруживается большое сходство, что указывает на близость эколого-ценотических условий развития растений. В том и другом географических вариантах луговой степи преобладают среднецветущие растения, второе место занимают короткоцветущие, а длительноцветущие малочисленны. Такое распределение экологически может быть определено как гемиксерофитное в отличие от ксерофитного (степного) и мезофитного (лугового), где соответственно доминируют короткоцветущие и длительноцветущие виды.

Обратимся к анализу константных кривых цветения изученных ассоциаций (см. рисунок). Прежде всего обращает на себя внимание высокая продолжительность цветения, охватывающая все календарные месяцы весны, лета и осени. Первые цветущие виды появляются в конце февраля — начале марта (*Crocus tauricus*, *Ceratocephala testiculata*, *Gagea callieri*), последние — в конце октября—начале ноября (*Linosyris villosa*, *L. vulgaris*, *Crocus speciosus*). Кривые зацветающих и цветущих видов одновершинные, кривые отцветающих — одно-многовершинные.

Максимум зацветающих видов (кривая *2*) в петрофитной и типичной луговой степи (II, III, VII участки), растительности известняковых обнажений (IV, V) приходится на 3-ю декаду мая, в эфемерово-ковыльной степи (I) — на 1-ю декаду мая, в шибляке дубовом (VI) — на 2-ю декаду июня.

Наибольшее число цветущих видов (кривая *1*) на участках II, III и VII, IV и V наблюдается в 1-й декаде июня, в эфемерово-ковыльной степи (участок I) — в 3-й декаде мая, в шибляке (VI) — во 2-й декаде июня.

ТАБЛИЦА 2

Состав видов степных и лесных сообществ лесостепи предгорного Крыма по продолжительности цветения растений

Биогруппы	Эфемерово-ковыльная степь	Луговая степь			Растительность известняковых обнажений		Шибляк дубовый
		петрофитная	типичная				
	номера участков						
	I	II	III	VII	IV	V	VI
Короткоцветущие	87/46.0	82/35.6	91/42.6	93/43.2	95/40.5	123/47.7	100/46.3
1 декаду	5/2.6	5/2.2	7/3.3	8/3.7	7/3.0	8/3.1	4/1.9
2 декады	41/21.7	33/14.3	31/14.5	36/16.7	39/16.6	46/17.8	33/15.2
3 »	41/21.7	44/19.1	53/24.8	49/22.8	49/20.9	69/26.8	63/29.2
Среднецветущие	87/46.0	107/46.6	93/43.5	104/48.3	110/46.8	102/39.5	97/44.8
4 декады	40/21.2	42/18.3	38/17.8	53/24.6	49/20.9	46/17.8	51/23.6
5 декад	33/17.4	45/19.6	40/18.7	22/10.2	32/13.6	27/10.5	23/10.6
6 »	14/7.4	20/8.7	15/7.0	29/13.5	29/12.3	29/11.2	23/10.6
Длительноцветущие	15/8.0	36/15.6	29/13.5	17/8.0	30/12.7	33/12.8	19/8.9
7 декад	9/4.8	17/7.4	15/7.0	11/5.1	17/7.2	17/6.6	11/5.1
8 »	3/1.6	7/3.0	4/1.9	3/1.4	9/3.8	5/1.9	4/1.9
9 »	1/0.5	7/3.0	3/1.4	1/0.5	3/1.3	7/2.7	1/0.5
10 »	2/1.1	2/0.9	2/0.9	1/0.5	1/0.4	2/0.8	2/0.9
11 »	—	—	3/1.4	—	—	1/0.4	—
12 »	—	3/1.3	2/0.9	1/0.5	—	—	1/0.5
13 »	—	—	—	—	—	1/0.4	—
Итого	189/100	225/97.8	213/99.6	214/99.5	235/100	258/100	216/100

Максимальное количество отцветающих видов на участках II, III, VII, IV и V отмечается в 2—3-й декадах июня, в эфемеро-ковыльной степи — в 1-й декаде июня, в шибляке — в 3-й декаде июля.

По срокам максимумов зацветающих, цветущих и отцветающих видов предгорная луговая степь близка к равнинной луговой степи центральной лесостепи под Курском (Голубев, 1965). Таким образом, не только по продолжительности цветения видов, но и по общей динамике цветения в ее синтетическом выражении между отмеченными географическими вариантами луговых степей обнаруживается глубокое сходство. В свою очередь ритмика цветения шибляка из дуба пушистого весьма близка к ритмике цветения дубового леса из дуба черешчатого в центральной лесостепи под Курском (см. Голубев, 1965).

Представляет интерес сравнение цветения предгорной луговой степи в окрестностях г. Симферополя с близкой по флористическому составу, но значительно обедненной видами нагорной луговой степью на Никитской яйле в Крыму. Материалы по цветению последней опубликованы лишь частично (Голубев, 1969, 1971б). В ритмике цветения нагорной луговой степи наблюдаются существенные отличия: наибольшее число зацветающих видов отмечается в 1-й, цветущих — во 2-й декаде июля, отцветающих — в 1-й декаде августа. Таким образом, периоды максимумов кривых цветения предгорной луговой степи сдвинуты на 4—5 декад в сторону более ранних сроков по сравнению с нагорной. Кривые цветения и распределение их важнейших элементов (максимумов и др.) являются чуткими индикаторами эколого-ценотических условий и указывают на временные границы экологических оптимумов биологических процессов в фитоценозах. Жесткий климатический режим на яйле определяет июльский эколого-фитоценотический оптимум луговой степи, а условия предгорной степи — позднемайский—раннеиюньский. Эти временные оценки биоэкологических режимов отмеченных областей чрезвычайно важны для различных сфер хозяйственного использования природных ресурсов, в целях интродукции, а также при различного рода теоретических построениях.

Весьма характерны различия нагорной и предгорной луговых степей в Крыму по типологическому составу ритмов цветения компонентов (табл. 3). Доминируют на яйле летнецветущие растения (17.0%), велико значение среднелетне-раннеосенних (15.1%). Число ранне-среднелетних видов в обоих вариантах луговой степи одинаково, а количество поздневесенне-раннелетних растений на яйле значительно уменьшается. Однако синузия ранневесенних растений в нагорной луговой степи достаточно выражена. Эти данные обогащают наши представления о биоэкологических особенностях типа луговых степей.

ТАБЛИЦА 3

Биологический состав растительности луговой степи в предгорной лесостепи Крыма (участок III) и на Никитской яйле Крымских гор (участок II)

Ритмы цветения	Предгорная лесостепь	Никитская яйла
Ранневесенние	1/0.5	3/5.1
Средневесенние	5/2.3	—
Поздневесенние	11/5.1	—
Ранне-средневесенние	7/3.3	—
Средне-поздневесенние	19/8.9	—
Весенние	3/1.4	2/3.4
Ранневесенне-раннелетние	—	2/3.4
Ранневесенне-среднелетние	—	1/1.7
Средневесенне-раннелетние	10/4.7	—
Поздневесенне-раннелетние	40/18.7	5/8.4
Поздневесенне-среднелетние	22/10.3	4/6.8
Поздневесенне-позднелетние	5/2.3	1/1.7
Раннелетние	9/4.2	—
Среднелетние	4/1.9	3/5.1
Позднелетние	—	2/3.4
Ранне-среднелетние	34/15.9	9/15.2
Средне-позднелетние	7/3.3	—
Летние	21/9.8	10/17.0
Раннелетне-раннеосенние	1/0.5	4/6.8
Раннелетне-среднеосенние	4/1.9	—
Среднелетне-раннеосенние	1/0.5	9/15.1
Среднелетне-среднеосенние	5/2.3	—
Среднелетне-позднеосенние	—	1/1.7
Позднелетне-раннеосенние	2/0.9	1/1.7
Позднелетне-среднеосенние	2/0.9	—
Позднелетне-позднеосенние	—	1/1.7
Итого	213/99.6	59/100

Расширение ритмологических исследований путем организации наблюдений за полным составом видов типичных и пустынных степеней Крыма и других географических областей позволит глубже выявить эколого-биологическую дифференциацию степной растительности в целом.

ЛИТЕРАТУРА

Бабков И. И. (1961). Климат Крыма. — Борисова И. В. (1965). Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 17. — Борисова И. В. (1972). Сезонная динамика растительных сообществ. Полевая геоботаника, 4. — Голубев В. Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. — Голубев В. Н. (1969). К методике составления кривых цветения растительных сообществ. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXXIV, 2. — Голубев В. Н. (1971а). Эколого-географические закономерности и индикационное значение ритмики цветения растительных сообществ. В кн.: Теоретические вопросы фитоиндикации, Л. — Голубев В. Н. (1971б). Сравнительная биоморфологическая характеристика луговой степи в разных географических условиях. Бюлл. Гос. Никитск. бот. сада, 1 (15). — Голубев В. Н., В. Г. Кобечинская.

(1975). О зимнем покое и перезимовке растений степных и лесных фитоценозов предгорной лесостепи Крыма. Бот. ж., 60, 8. — К о ж е в н и к о в А. В. (1973). Некоторые закономерности сезонного развития растительных ассоциаций. Уч. зап. МГУ, Биология, 11. — М а л ы ш е в а Т. В. (1967). Ритмика сезонного развития растений на концентрированных вырубках (Кировская обл.). Бюлл. МОИП, отд. биол., LXXII, 4. — М о с к а л е н к о Н. Г. (1966). О кривых цветения некоторых тундровых фитоценозов окрестностей г. Норильска. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXXI, 4. — С е р е б р я к о в а Т. И. (1956). Побегообразование и ритм сезонного развития заливных лугов средней Оки. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст. им. В. И. Ленина, 97, 3. — С о ч а в а В. Б., В. В. Л и п а т о в а. (1960). Группировки степных растений в амурской подтайге. Тр. МОИП, отд. биол., III, секц. бот. — Ш а м а р д и н а Н. Н. (1964). О ритме цветения растений под пологом широколиственного леса. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXIX, 2.

Государственный
Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 14 I 1976.

S U M M A R Y

The results of studying flowering rhythms duration of flowering, the analysis of curves of flowering in species that are in initial, medial and final stages of blossoming (according to the long-term everage data), phenological data on the composition of ephemeral feather-grass steppe, petrophytical and typical meadow steppe, the vegetation of limestone baring and oak shibliak (formed by downy oak) in the surroundings of Simferopol are given. Phenotypes with late-spring-early-summer rhythms of flowering are predominant, but early-middle-summer, middle-late-spring and other phenotypes play a remarkable part as well. According to the duration of flowering, short-flowering (till one month), middle-flowering (from 1 to 2 months) and long-flowering (more than 2 months) are distinguished. Curves of flowering point the late-spring-early-summer ecologo-botanical optimum for the development of steppe vegetation. Close similarity of the meadow steppes in the foothill in the Crimea and in the central forest-steppe on the plain near Kursk is established as to duration of flowering of components and curves of flowering, whereas the alpine meadow steppe on the mountain pastures of the Crimean mountains have been found to be essentially different.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 576.16 : 582.89 : 479.224

И. Ф. Сацыперова

HERACLEUM PONTICUM (LIPSKY) SCHISCHK. EX GROSSH. И НОВЫЙ ВИД *H. MANDENOVAE* SATZYPEROVA *(APIACEAE)* ИЗ АБХАЗИИ

I. F. SATZYPEROVA. *HERACLEUM PONTICUM* (LIPSKY) SCHISCHK. EX GROSSH. AND NEW SPECIES *H. MANDENOVAE* SATZYPEROVA (*APIACEAE*) FROM ABCHAZIA

На основании изучения гербарного материала, полевых и экспериментальных исследований описан новый вид борщевика из Абхазии — *Heracleum mandenovae* Satzyperova, а также приведено исправленное описание близкого к нему вида *H. ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh.

И. П. Манденова (1950) в своей монографии по кавказским видам рода *Heracleum* L. справедливо пишет, что «история описания *H. ponticum* (Lipsky) Schischk. достаточно запутана» (с. 30). В кратком изложении она такова. Растение впервые было собрано в 1895 г. В. И. Липским и описано им в ранге разновидности под названием *H. cyclocarpum* C. Koch var. *ponticum* Lipsky (Липский, 1897—1898). Гербарный экземпляр растения, собранного Липским, дает неполное представление о его облике, так как имеется только верхняя часть стебля с одним простым стеблевым листом и центральным зонтиком с плодами. В то же время Липский (1898) после краткого диагноза разновидности в примечании пишет, что «особенно характерны листья; ширина их больше, чем длина; три лопасти, на которые разделен лист, также в ширину больше, чем в длину; листья тонкие, нежные, почти гладкие, лишь по нервам с нижней стороны короткореснитчатые» (с. 276).

А. А. Гроссгейм (1932) возвел разновидность, описанную Липским, в ранг самостоятельного вида *H. ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh. и привел диагноз этого вида, идентичный с первоначальным описанием Липского. Таким образом, Гроссгейм отнес *H. ponticum* к группе видов с простыми листьями, указав, что он распространен только в Абхазии.

Манденова (1950, 1951), изучая род *Heracleum* L., пришла к заключению, что Липский, в распоряжении которого был ограниченный и неполноценный материал по *H. cyclocarpum* var. *ponticum*, ошибочно решил, что этой разновидности присущи простые лопастные листья. По мнению Манденовой, для *H. ponticum* характерны сложные тройчатые листья, простые же листья могут встречаться только в верхней части стебля.

С. Г. Тамамшян (1967), признав самостоятельность *H. ponticum*, привела описание этого вида, дословно заимствованное из первого издания «Флоры Кавказа» Гроссгейма (1932). Таким образом, она вновь отнесла *H. ponticum* к группе видов с простыми листьями.

В 1900 г. Соммье и Левье (Sommier, Levier, 1900) описали из Сванетии *H. sphondylium* L. var. *caucasicum* Somm. et Levier, указав, что для данной разновидности характерно наличие тройчатосложных листьев. В дальнейшем эту разновидность признал Гроссгейм (1932).

Однако Манденова (1950, 1951), сопоставив многочисленные гербарные образцы из Сванетии с диагнозом, данным Соммье и Левье для *H. sphondy-*

lium L. var. *caucasicum*, пришла к заключению, что они соответствуют этому диагнозу; при этом данный таксон идентичен *H. ponticum*, для которого, по ее мнению, характерны тройчатосложные листья.

Мы совершили экспедиционные поездки по Предкавказью и Западному Закавказью в 1972—1973 гг.[1] и обратили внимание на то, что в Предкавказье (по р. Гузерипль, на Партизанской и Пихтовой полянах, на Армянских балаганах, на Армянском перевале и по дороге на гору Фишт) и в Западном Закавказье (р-н Красной Поляны: горы Ачишхо и Псикохо, р-н горы Аибга) в изобилии встречаются высокие (до 2 м) растения с крупными, очень мягкими и нежными листьями, опушенными редкими короткими волосками только с нижней стороны по жилкам. Листовые пластинки у них яйцевидные или широкояйцевидные, с тремя широкояйцевидными лопастями, по краю пильчатые. Розеточные листья с длинными, стеблевые — с более короткими черешками. Однако некоторые растения отличались от описанных выше наличием простых, но раздельных или рассеченных, а иногда и тройчатосложных нижних стеблевых листьев.

Сравнение растений с простыми листьями, собранными в перечисленных местонахождениях, с диагнозами Липского (для *H. cyclocarpum* var. *ponticum*) и Гроссгейма (для *H. ponticum*) убедило нас в том, что растения идентичны, а их признаки соответствуют обоим диагнозам.

В то же время за оз. Рица, по дороге на Авадхару, мы встретили такие же высокие растения, но только с тройчатосложными листьями, облик которых соответствовал диагнозам Соммье и Левье для *H. sphondylium* var. *caucasicum* и диагнозу Манденовой (1950, 1951) для *H. ponticum* в ее понимании этого вида.

Мы собрали плоды с растений с простыми листьями (1-я группа); с листьями нескольких типов — розеточные простые, лопастные, нижние стеблевые тройчатые (2-я группа), с тройчатосложными листьями (3-я группа). Семена высеяли на стационаре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (пос. Отрадное, Приозерский р-н) и проводили за выращенными растениями наблюдения в течение четырех лет.

В результате этих опытов мы убедились, что при посемейном высеве семян [2] растений 1-й и 2-й групп получается потомство с преобладанием особей, имеющих только простые розеточные и стеблевые листья; однако встречаются также растения с переходным характером первых стеблевых листьев — от простых лопастных к тройчатосложным, а иногда и с тройчатосложными листьями. При посеве семян, собранных с 3-й группы растений, развивались растения только с тройчатосложными розеточными и стеблевыми листьями. Верхние стеблевые листья у них часто были простыми тройчаторассеченными или реже тройчатораздельными.

Определение качественного состава кумаринов в листьях растений перечисленных трех групп, проведенное методом хроматографии на бумаге (Сацыперова, 1973), показало, что у первых двух групп состав их идентичен. Они содержали только производное оксикумарина — умбеллиферон. Сок растений 3-й группы, кроме умбеллиферона, содержал два фурокумарина — ксантотоксин и бергаптен, которые вызывали дерматиты у людей, протекающие по типу ожогов I—III степени.

Полученные данные показали, что мы имеем дело с двумя разными видами. Первый вид установлен Гроссгеймом.

Heracleum ponticum (Lipsky) Schschk. ex Grossh. 1932, Фл. Кавк. 3 : 185; Манденова, 1951, Фл. СССР 17 : 235, p. p.; Тамамшян, 1967, в кн.: Гроссгейм, Фл. Кавк., 2-е изд. 7 : 121; — *H. cyclocarpum* C. Koch var. *ponticum* Lipsky, 1897, Тр. Петерб. бот. сада 14, 2 (10) : 275. Борщевик понтийский.

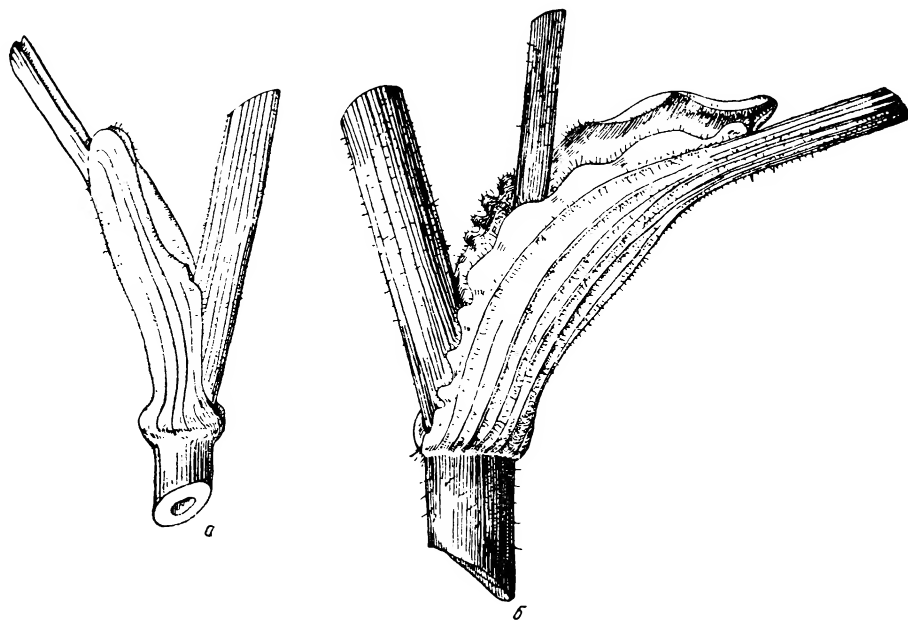
Приводим его уточненный диагноз.

---

[1] Пользуюсь случаем, чтобы принести благодарность Т. К. Перфиловой — моей спутнице во всех экспедиционных поездках и верной помощнице в экспериментальных работах с видами *Heracleum* L. на стационаре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

[2] Семенами мы условно называем полуплодики (мерикарпии). Семена высевались с каждого зонтика в отдельности.

Двулетник, монокарпический или поликарпический многолетник, с простым стеблекорнем и интенсивно ветвящейся стержневой корневой системой. Полурозеточный гемикриптофит. Стебель бороздчатый, до 2 м выс., голый или опушенный мелкими короткими волосками. Листья с верхней стороны голые, с нижней — опушены только по жилкам короткими волосками. Розеточные листья простые, с длинными (50—75 см), голыми или опушенными редкими волосками, желобчатыми черешками; листовая пластинка округло-яйцевидная или округлая (29—57 см дл., 45—98 см шир.), длина ее всегда меньше ширины, трехлопастная; лопасти округло-яйцевидные или округлые, длина их тоже всегда меньше ширины, по краю пильчатые или зубчатые, на верхушке остроконечные, или тупые. Нижние стеблевые листья простые, трехлопастные, иногда тройчатораздельные, реже тройчаторассеченные или тройчатосложные, с более короткими черешками, чем розеточные листья; влагалища узкие, длинные, при основании смыкающиеся краями, заходящими друг на друга и завернутыми внутрь, слегка волнистыми, реснитчатыми, в верхней части с небольшими округлыми ушками (см. рисунок, *а*). Средние и верхние стеблевые листья простые, с короткими черешками или сидячие. Зонтики 20—40-лучевые, голые или покрыты редкими жесткими волосками. Листочки обертки в числе 4—6, неравные, ланцетовидные, с сильно заостренными верхушками, частично или полностью опадающие после цветения. Листочки оберточки в числе 6—8, линейные, неравные. Цветки белые или розовые (при распускании), краевые — зигоморфные, в 3 раза крупнее центральных актиноморфных. Зубцы чашечки незаметные. Лепестки зигоморфных цветков обратно-широкояйцевидные, до 12 мм дл. и 10 мм шир., раздельные; доли их овальные, тупые; в выемке с завернутой внутрь крючковидной долькой; лепестки актиноморфных цветков 3 мм дл., 1.6 мм шир. с заостренными загнутыми внутрь лепестками. Тычинки актиноморфных цветков в 2 раза длиннее лепестков. Мерикарпии 7 ± 0.16 мм ср. дл., 6.4 ± 0.10 мм ср. шир., обратно-широкояйцевидные, обратно-яйцевидные и овальные, реже округлые, редко округло-сердцевидные, покрыты редкими сосочковидными волосками; канальцы на спинке очень тонкие, к основанию слегка булавовидно утолщенные, на спинке $\geqslant 1/_2 < 3/_4$ длины мерикарпия.



Влагалища нижних стеблевых листьев двух видов *Heracleum*.

а — *H. ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh., *б* — *H. mandenovae* Satzyperova (рис. Н. К. Воронковой).

Встречается в верхнем лесном и субальпийском поясах гор на лесных опушках и субальпийских лугах, в Предкавказье и Западном Закавказье.

Т и п: «Черноморский округ, р. Пслух (приток р. Мзымты), 3 VIII 1895, В. Липский».

Исследованные экземпляры (specimina examinata): Предкавказье: Майкопский р-н, у тропы на гору Фишт в 3 верстах от горы Бабукаул, поляна в лесу, 23 VIII 1926, А. Богданов; истоки р. Белой, карстовая обл., гора Фишт, 4 IX 1927, Г. Воронов и В. Штейп; СВ склон горы Абаго, 11 VIII 1929, А. Лесков и А. П. Русалеев; Кавказский заповедник, близ Каменного моря, поляна в высокогорном лесу, VII 1923, Л. Васильева. — Западное Закавказье: Красная поляна, южный склон горы Ачишхо, 20 X 1915, А. Аблецов; там же, 29 VII 1920, В. Штейп; подъем на гору Ачишхо, Круглая поляна, 10 VIII 1946, Е. Победимова; Абхазия, у сев. подножия горы Арабика, 5200 м над ур. м., 31 VII 1905, Г. Воронов; по реке Гега, приток Бзыби, 27 VII 1927, М. Губбис; район р. Пшегишхва, 1800 м над ур. м., 31 VII 1930, В. Штейп.

Все исследованные экземпляры хранятся в Гербарии Ботанического института АН СССР (LE).

Мы полагаем, что этот вид гибридогенного происхождения. Именно этим объясняем возникновение в потомстве одной семьи и одной популяции особей с морфологически разными типами стеблевых листьев. Растет *H. ponticum* вместе с *H. aconitifolium* Woronow и очень близок к нему по содержанию кумариновых соединений в листьях. Листья *H. aconitifolium* простые, лопастные, раздельные и рассеченные.

Второй — новый вид, описываемый ниже, был собран нами в Западном Закавказье, в Абхазии по дороге на Авадхару за оз. Рица. Мы его назвали в честь монографа рода Иды Пановны Манденовой.

Heracleum mandenovae Satzyperova sp. nov. (sect. *Heracleum*).— *H. sphondylium* L. var. *caucasicum* Somm. et Levier, 1900, Тр. Петерб. бот. сада 16 : 192. — *H. ponticum* auct. non Grossh., Манденова, 1951, Фл. СССР 17 : 235, p. p.

Planta biennis vel perennis monocarpica et polycarpica, caulorhizo simplici et radice ramosissima. Hemicryptophyta semirosulata. Caulis sulcatus, ad 2 m alt., ad sulcos pilis longis pubescens. Folia rosulata ternata, petiolata, petiolis longis (50—70 cm lg.) dense vel parce pubescentibus. Foliola supra glabra, subtus ad nervos longe pilosa, margine serrulata, lobis apice acuminatis; foliola lateralia (20—30 cm lg., 10—20 cm lt.) ovata, inaequalia, lobata; petiolulati foliolorum lateralium breviores (3—6 cm lg.) est quam petiolulatus (8—13 cm lg.) folioli terminalis; foliolum terminale (20—30 cm lg., 30—40 cm lt.) late ovatum vel orbiculare, semper latius est quam longum, trilobum. Folia caulina foliis rosulatis similia, sed minora, superiora interdum simplicia, trisecta; vaginae ad basin dissolutae, nervis prominentibus, pilis longis squarrosis tectis, margine valde undulosae, in parte superiore incurvatae, ciliatae, inaequaliter auriculatae. Umbellae 15—20 cm in diam., radiis 20—30, glabrae vel pilis raris rigidis obtectae. Involucri phylla in numero 4—7, inaequalia, lanceolato-linearia, partim vel omnia decidua post anthesin. Involucelli phylla in numero 5—8, inaequalia, linearia. Flores albi vel rosei, marginales centralibus actinomorphis triplo longiores sunt. Dentes calycis obsoleti. Petala florum zygomorphum obovata, ad 12 mm lg. et 10 mm lt., partita, laciniis ovalibus obtusis. Fructus 6.6 ± 0.10 mm lg., 5.8 ± 0.73 mm lt., orbiculares, obovati, ovales, rarius late obovati, raro orbiculari-cordati, pilis sparsis papillaribus tecti; vittae in dorso tenuissimae, ad apicem leviter clavato-incrassatae, dorso $\geqslant 1/2 < 3/4$ longitudinis fructus aequales.

T y p u s: Abchazia, distr. Suchumi, fl. Agurepsta, 9 VIII 1895, W. Lipsky (LE).

A f f i n i t a s. Species nostra e Sect. *Heracleum Heracleo pontico* (Lipsky) Schischk. ex Grossh. et *H. cyclocarpo* C. Koch propinqua est, sed foliis solum ternatis, vaginis foliorum opertis, margine valde undulosis et materies cumarinis in foliis et fructibus differt.

Habitat in pratis subalpinis Abchaziae ad fontes et vias.

Двулетник или монокарпический и поликарпический многолетник с простым стеблекорнем и интенсивно ветвящейся стержневой корневой системой. Полурозеточный гемикриптофит. Стебель бороздчатый, до 2 м выс., опушенный по бороздам длинными волосками. Розеточные листья тройчатосложные, с длинными (50—70 см) густо или слабо опушенными черешками. Листочки с верхней стороны голые, с нижней — опушены только по жилкам длинными волосками, по краю мелкопильчатые, каждая лопасть заостренная; боковые листочки (20—30 см дл., 10—20 см шир.) яйцевидные, неравные, лопастные, с более короткими черешочками (3—6 см дл.), чем конечный (8—13 см дл.); конечный листочек (20—30 см дл., 30—40 см шир.) широкояйцевидный или округлый, ширина его всегда превышает длину, трехлопастной. Стеблевые листья идентичны розеточным, но более мелкие, верхние — иногда простые, тройчаторассеченные; влагалища от основания расходящиеся, с выступающими жилками, покрытыми длинными оттопыренными волосками, по краю сильно волнистые, в верхней части загнутые, реснитчатые; ушки их не равны друг другу (см. рисунок, *б*). Зонтики 15—20 см в диам., 20—30-лучевые, голые или покрыты редкими жесткими волосками. Листочки обертки в числе 4—7, неравные, ланцетовидно-линейные, частично или полностью опадающие после цветения. Листочки оберточки в числе 5—8, неравные, линейные. Цветки белые или розовые (при распускании), краевые зигоморфные, в 3 раза крупнее центральных актиноморфных. Зубцы чашечки незаметные. Лепестки зигоморфных цветков обратнояйцевидные, до 12 мм дл. и 10 мм шир., раздельные; доли овальные, тупые, в выемке с завороченной внутрь заостренной долькой. Мерикарпии 6.6 ± 0.10 мм ср. дл., $5.8 \pm \pm 0.73$ мм ср. шир., округлые, обратнояйцевидные, овальные, реже обратно-широкояйцевидные, редко округло-сердцевидные, покрыты редкими сосочковидными волосками; канальцы на спинке очень тонкие, к вершине слегка булавовидные утолщенные, на спинке $\geqslant 1/2 < 3/4$ длины мерикарпия.

Т и п: Абхазия, Сухумский окр., р. Агурепста, 9 VIII 1895, В. Липский (LE).

Р о д с т в о. Описываемый вид относится к секции *Heracleum* и близок к *H. ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh. и *H. cyclocarpum* C. Koch, от которых отличается наличием только тройчатосложных листьев, открытых, по краю сильно волнистых влагалищ и составом кумариновых веществ в листьях и плодах.

Обитает на субальпийских лугах Абхазии возле источников и дорог.

ЛИТЕРАТУРА

Г р о с с г е й м А. А. (1932). Род *Heracleum* L. Флора Кавказа, 3. — (Л и п с к и й В. И.) L i p s k y W. (1897—1898). Florae Caucasicae imprimis *Colchicae* novitates. (1895). Тр. Петерб. бот. сада, 14, 2 (10). — М а н д е н о в а И. П. (1950). Кавказские виды рода *Heracleum* L. Инст. бот. АН Груз.ССР. Сер. А. Систематика и география растений. — М а н д е н о в а И. П. (1951). Род *Heracleum* L. Флора СССР, XVII. — С а ц ы п е р о в а И. Ф. (1973). О перспективах селекционных работ с группой фурокумариноносных растений. Полезные растения Прибалтийских республик и Белоруссии. Матер. к II науч. конф. по исслед. и обогащ. растит. ресурс. Прибалтийских республик и Белоруссии. Вильнюс. — (С о м м ь е С., Е. Л е в ь е) S o m m i e r S., E. L e v i e r. (1900). Enumeratio plantarum anno 1890 in Caucaso lectarum. Тр. Петерб. бот. сада., 16. — Т а м а м ш я н С. Г. (1967). Род *Heracleum* L. В кн.: А. А. Г р о с с г е й м. Флора Кавказа, 2-е изд., 7.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 IV 1977.

УДК 576.16 : 582.951.6 (581.526.53)

Н. С. Водопьянова

НОВЫЕ ВИДЫ СЕМ. SCROPHULARIACEAE С ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОЗЕРА БАЙКАЛ (ИРКУТСКАЯ ОБЛАСТЬ)

N. S. VODOPYANOVA. NEW SPECIES FAM. *SCROPHULARIACEAE* FROM THE WEST LITTORAL OF THE LAKE BAIKAL (IRKUTSK DISTRICT)

Многие исследователи (Попов, 1956; Пешкова, 1972, и др.) неоднократно отмечали ярко выраженный эндемизм во флоре побережий оз. Байкал. В процессе инвентаризации сибирского гербария (г. Иркутск) на этой территории выявлены еще два не описанных вида сем. *Scrophulariaceae*.

1. **Linaria macrostachya Vodopianova sp. nov.** — Caules 15—20 cm alt., solitarii, rarius bini-terni, incurvati, vix foliosi, a basi ramosi, ramis horizontaliter patentibus. Folia 2—4 cm lg., 1—2.5 mm lt., lineari-lanceolata. Inflorescentiae spiciformes, multiflorae, caulem et ramos terminantes, in ramis parvae, capitatae, abortivae, in caulibus magnae, ovales, 6—8 cm lg., 3.5—4 cm lt., parti caulis reliquae subaequilongae. Flores a caulis axi valde reflexi. Folia floralia 6—8 cm lg. Calyx ceteris inflorescentiae partibus aequilongus, pilis simplicibus fuscis longis et glandulosis albidis brevioribus dense tectus. Corolla 15—20 mm lg. (calcari excepto), ad labiorum altitudinem 15—20 mm lt., pallide lutea, fauce intensius colorata, labio inferiore laciniato, lacinus rotundatis ad 6 mm lt., labio superiore id superante.

Typus: Regio Irkutensis, distr. Olchonskij, pag. Sarma, promontorium Ujuga, in glareosis, 12 VII 1966, G. A. Peschkova et L. Lyssenko (LE, isotypi IRK).

Affinitas. A specie affini *L. buriatica* Turcz. inflorescentia sesqui tantum partibus ceteris caulis breviore, caulibus parce foliosis, floribus ab inflorescentiae axi reflexis magnis et labio inferiore late laciniato (laciniis ad 6 mm lt.) differt.

2. **Euphrasia imbricans Vodopianova sp. nov.** — Caulis 4—7 cm alt., erectus, pilis albidis reflexis dense obtectus, a basi ramosus, ramulis brevibus caulis dimidium attingentibus vel eo brevioribus, ut caulis internodiis brevibus instructis qua de causa solidis fusiformibus. Folia caulina pauca ovata ab utroque latere acute quadridentata, floralia quadridentata, latiora quam longa, longe aristato-dentata, dense hispida, imbricatim sibi invicem incumbentia. Inflorescentiae a basi fere caulis ramorumque oriundae, densae, in fructibus non elongatae. Calyx 5—7 mm lg., setosus, aristato-dentatus. Corolla cā 8 mm lg., pallide violacea. Capsula 5—6 mm lg., breviter pilosa, apice margineque ciliata, apice obtusata vel subsinuata.

Typus: Regio Irkutensis, distr. Olchonskij, pag. Onguren, ad declire boreale stepposum, 28 VIII 1966, G. A. Peschkova (LE, isotypi IRK).

Affinitas. Species habitu *E. tauriçam* Ganeschin in Tauria vigentem ad jailas (in stepposis lapidosis) obvias in mentem revocat. A specie affini *E. pectinata* Ten (=*E. tatarica* Fischer ex Sprengel) caulibus humilibus a basi ramosis et fructificantibus, internodiis arcte approximatis deinde non elongatis et foliis floralibus sibi invicem imbricatim incumbentibus differt.

ЛИТЕРАТУРА

Пешкова Г. А. (1972). Степная флора Байкальской Сибири. — Попов М. Г. (1956). Эндемизм во флоре побережий Байкала и его происхождение. В кн.: К 75-летию со дня рождения академика В. Н. Сукачева. — Сукачев В. Н., Г. И. Поплавская. (1914). Ботанические исследования северного побережья Байкала в 1914 г. Изв. Акад. наук, 17.

Сибирское отделение
Академии наук СССР,
Иркутск.

Получено 6 I 1977.

СООБЩЕНИЯ

УДК 631.542.27 : 582.662 (575.4)

А. Б. Георгиевский, А. Ходжамкулыев

ПЛОДОНОШЕНИЕ ЧЕРНОСАКСАУЛЬНИКОВ РЕПЕТЕКСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

A. B. GEORGIEVSKY, A. KHODJAMKULYEV. THE FRUITING OF THE *HALOXYLON AMMODENDRON* COMMUNITIES IN THE REPETEK RESERVATION

Сообщаются данные по семенной продуктивности двух обособленных популяций черного саксаула за 1972—1973 гг. Использовался метод модельных деревьев, взятых в количестве 10% от каждой из трех возрастных групп. Данные усреднены и пересчитаны на 1 га. Рассчитано также плодоношение древостоев по 4 классам размеров деревьев и 3 классам размеров крон. Различия в данных, полученных обоими способами, оказались незначительными. Установлено, что в условиях естественных сообществ саксаул начинает плодоносить не в возрасте 5—6 лет, как считалось ранее, а позднее. В среднем по обеим популяциям наиболее интенсивно плодоносили средневозрастные деревья (21—40 лет), давая в отдельных случаях до 1—2 кг плодов. Урожай в обеих популяциях был различен и колебался от 2 до 60 кг/га.

Черный саксаул *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge — доминант многих пустынных ассоциаций. За почти вековой период исследования пустынь он стал одним из наиболее изученных видов. В частности, за последние тридцать лет ряд работ (Леонтьев, 1946; Кокшарова, 1957, 1958; Бурыгин, Запрометова, 1965; Черняк, 1966; Данилин, 1972) был посвящен изучению процесса плодоношения этого дерева. Однако данных по возрастной и погодовой динамике плодоношения черного саксаула и его древостоев все еще недостаточно. Отсутствуют многолетние наблюдения, необходимые для прогнозирования урожая плодов в массивах черного саксаула, а также сведения, нужные для применения метода моделирования при изучении динамики численности его популяций (Вавилин, Георгиевский, 1974). В связи с этим на Репетекской песчано-пустынной станции были начаты стационарные исследования плодоношения черного саксаула. В данной работе сообщаются результаты, полученные за первые два года наблюдений — 1972 и 1973 гг.

Черный саксаул плодоносит периодически. По И. И. Лазаревич (1950), в Шафриканском лесхозе его обильное плодоношение наблюдалось через каждые 3—4 года. Имеются данные (Леонтьев, 1946) о колебаниях урожаев черного саксаула по отдельным годам. Урожайными в районе станции Репетек были 1931, 1932 и 1935 гг., малоурожайными — 1933, 1934 и 1936 гг. По наблюдениям Р. Тогызаева (1968) богатое плодоношение черного и белого саксаулов наблюдалось не в обильный осадками 1964 год, а в засушливый 1965. Аналогичны наблюдения Е. Г. Михельсон (1955). В 1952 г., когда количество осадков в Репетеке почти вдвое превышало норму, плодоношение саксаула было очень слабым. То же наблюдалось и во влажном 1953 г. Есть основания полагать, что черный саксаул плодоносит после благоприятного года, как бы аккумулируя свои генеративные возможности. Однако строгой периодичности в чередовании влажных и засушливых лет в Каракумах не отмечается. Например, в районе станции Репетек один-два влажных года сменяются одним-двумя засушливыми (Георгиев-

ский, 1972). С этой периодичностью связано повторение через 1—2 года семенных для черного саксаула лет. Более полных, подтвержденных многолетними исследованиями данных в литературе не имеется.

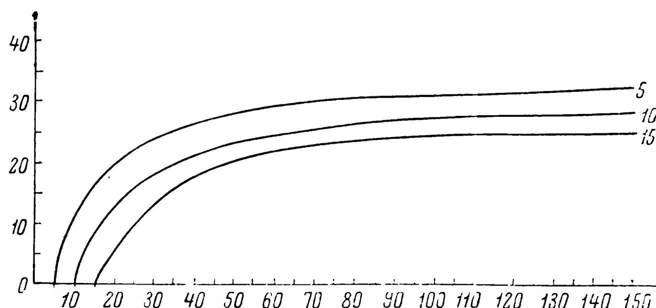
Давно замечено влияние на плодоношение саксаула погодных условий вегетационного периода, особенно повреждающее действие весенних и ранних осенних заморозков. Исследованиями на Кызылкумской станции (Шацкая, Конычева, 1965) установлено, что значительная часть плодов саксаула осенью лишена зародышей вследствие воздействия и других неблагоприятных факторов внешней среды: высоких температур лета, чрезмерной сухости воздуха и почвы, сильных иссушающих ветров в долгий период формирования и развития плодов. Отрицательно влияют на урожай семян грызуны, семеноядные птицы, насекомые и грибковые заболевания. Большое воздействие на плодоношение саксаулов оказывают условия местопроизрастания древостоев. Важным фактором, влияющим на семенную продуктивность древостоев, являются полнота насаждений и сомкнутость крон. Исследованиями в лесах гумидных районов установлено, что оптимальные урожаи обычно дают насаждения со средними полнотами. Специальных исследований по этому вопросу для древостоев черного саксаула не проводилось. Только в работе А. Л. Данилина (1972) отмечается, что лучше всего плодоносят отдельно стоящие деревья, а в группах — крайние; их урожайность на 30—40% больше, чем у деревьев в насаждении. Оптимальной для черносаксаульников, по-видимому, является сомкнутость 0.2—0.3, что связано с естественной разреженностью этих сообществ.

Первым и единственным количественным исследованием семенной продуктивности Репетекских черносаксаульников являлась работа В. Л. Леонтьева (1946). Он изучал плодоношение средневозрастного черносаксаульника с сомкнутостью 0.2 (103 дерева на 1 га). По его данным, с одного дерева можно получить от 1 до 10 кг плодов, что в пересчете на гектар составляет от 50 до 2000 кг. Конечно, саксаулы бывают разные, а колебания в плодоношении по годам очень велики, но, на наш взгляд, такая семенная продуктивность при 100 деревьях на 1 га сильно преувеличена.

Наши наблюдения проводились на территории Репетекского заповедника в двух местообитаниях черного саксаула: в Репетекской долине в 1 км от станции и в Южной долине, расположенной в 3 км к юго-востоку от станции. Оба местообитания представляют собой понижения среди грядовых песков с неглубокими слабозасоленными грунтовыми водами, залегающими под слоем рыхлых песчаных сероземов, т. е. экотопы, благоприятные для хорошего плодоношения древостоев саксаула. В Репетекской долине в настоящее время произрастает средневозрастной илаковый черносаксаульник с подлеском; сомкнутость древостоя около 0.27, на 1 га приходится 720 особей саксаула. Южную долину занимает более старый разнотравно-илаковый черносаксаульник с такой же сомкнутостью при 620 особях саксаула от трех лет и старше на 1 га.

Методика работы заключалась в использовании пробных ветвей и модельных деревьев. В трех возрастных группах древостоя — молодые деревья (11—20 лет), средневозрастные и приспевающие (21—40 лет), перестойные (41—55 лет) — брали не менее 10% от общего числа деревьев каждой группы на 1 га, и на каждом из них определяли урожай плодов в начале процесса диссеминации. Выбиралось 5 пробных веток со средним плодоношением из средней части кроны с разных ее сторон. Вес всех плодов в воздушно-сухом и абсолютно сухом состоянии (высушивание в термостате при температуре 70—80°) пересчитывали на все количество одинаковых по размерам веток данного дерева. Далее находили среднюю величину плодоношения одного дерева в каждой возрастной группе. Суммируя урожайность всех возрастных групп, определяли урожай плодов на 1 га древостоя.

Для определения погрешностей метода было взято 4 модельных дерева с разной степенью плодоношения. Все ветки на них диаметром 12—16 мм,



Средняя ошибка в определении урожая плодов на деревьях саксаула при *5*, *10* **и** *15* **пробных ветках в зависимости от общего количества веток на дереве.**

По оси абсцисс — общее число веток на дереве, *по оси ординат* — ошибка величины урожайности (в %).

имеющие плоды, были учтены, а плоды собраны и пересчитаны с каждой ветки отдельно. Далее были найдены различные сочетания числа веток C_m^n, где C — сочетание, n — число пробных веток, m — число всех веток, и рассчитаны ошибки при $n=5$, 10 и 15 и $m=10$, 15, 20 . . . все ветки дерева. В результате установлено, что при 5 пробных ветках средняя ошибка в оценке урожайности может доходить до ± 25—40%, а максимальная — до 50% в зависимости от количества всех веток m. При 10 пробных ветках средняя ошибка составляла ± 20—30%, а максимальная — около ± 40%, при 15 ветках соответственно ± 15—25 и ± 30% (см. рисунок). Эти величины характеризуют неравномерность плодоношения веток на деревьях саксаула. Как видно из этих данных, с увеличением пробы на 5 веток средняя ошибка снижается примерно на 5—10%. Иными словами, при удвоении и утроении числа пробных веток точность метода возрастает незначительно. Поэтому ради экономии труда мы брали по 5 пробных веток, что дало возможность охватить наблюдениями большее количество деревьев. Таким образом, в полученных нами данных средняя ошибка в определении семенной продуктивности деревьев может составлять около 30%.

Известно, что вес 1000 штук плодов черного саксаула различен на разных деревьях и в разных партиях сбора. По нашим данным, полученным на большой выборке (n — 72) в 1972 г., вес 1000 необескрыленных несортированных плодов в воздушно-сухом состоянии составил 3.367 ± 0.403 г, а в абсолютно сухом — 3.250 ± 0.398 г при $P=0.95$. Колебания в весе плодов обусловлены различной их выполненностью.

В 1972 г. плодоношение деревьев саксаула определяли в конце октября—начале ноября, когда плоды достаточно созрели, но еще не осыпались. В 1973 г. сбор проводился в первых числах декабря, так как из-за влажной весны и раннего похолодания созревание плодов затянулось. Во время сбора ветки на деревьях не обламывались для дальнейшего учета тех же деревьев. В старом черносаксаульнике Южной долины были взяты пробы с 76 деревьев, в средневозрастном — в Репетекской долине с 82 деревьев. Во всех случаях процент модельных деревьев превышал первоначально запланированные 10%. В Репетекской долине с трудом удалось найти старые деревья из группы 41—55 лет.

В среднем наименьшее плодоношение в оба года наблюдалось у молодых деревьев, оно возрастало у средневозрастных и вновь падало у старых, перестойных (табл. 1). Разница в плодоношении отдельных деревьев оказалась столь значительной, что определять величину доверительного уровня по группам не было смысла. Например, в черносаксаульнике Южной долины в 1972 г. плодоношение в группе 11—20 лет колебалось от нескольких сотен штук до сотни тысяч плодов на одно дерево. В группе 21—40 лет плодоношение колебалось от десятков тысяч до нескольких сотен тысяч плодов на дерево. В группе 41—55 лет разброс величин был примерно таким же, как в группе молодых деревьев.

ТАБЛИЦА 1

Среднее плодоношение одного дерева *Haloxylon ammodendron* в различных возрастных группах черносаксаульников Южной и Репетекской долин

Возрастные группы деревьев, годы	Южная долина			Репетекская долина		
	среднее количество плодов на 1 дерево, штук	воздушно-сухой вес, г	абсолютно сухой вес, г	среднее количество плодов на 1 дерево, штук	воздушно-сухой вес, г	абсолютно сухой вес, г
			1972			
11—20	27300	91.9	88.9	1100	3.7	3.6
21—40	94150	317.1	301.1	2000	7.0	6.8
41—55	86390	290.9	281.1	1680	5.6	5.4
			1973			
11—20	150	0.5	0.5	4340	14.6	14.1
21—40	3670	12.4	11.9	10190	34.3	33.1
41—55	1970	6.6	6.4	205	0.7	0.7

Значительно колебалась семенная продуктивность и по годам. Плодоношение деревьев в Южной долине в 1973 г. было хорошим, а в 1972 г. слабым, причем 55% деревьев в этом году вообще не имели плодов. В Репетекской долине, где плодоношение в оба года было слабым, урожай плодов на деревьях исчислялся лишь сотнями штук, не превышая 10 тыс. на дерево, и только в 1973 г. доходил на отдельных деревьях до 50—60 тыс. штук. Не плодоносили в 1972 г. 22% деревьев, а в 1973 г. — 25% деревьев. Соответственно этому колебался урожай плодов по возрастным группам и в древостое в целом (табл. 2). В Южной долине он колебался от 56.0 кг/га (в абсолютно сухом весе) в 1972 г. до 1.7 кг/га в 1973 г., а в Репетекской — от 1.9 до 7.9 кг/га в эти же годы. В воздушно-сухом весе эти величины были несколько большими (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Урожайность плодов *Haloxylon ammodendron* в черносаксаульниках Южной и Репетекской долин в различных возрастных группах на 1 га

Возрастные группы деревьев, годы	Южная долина			Репетекская долина		
	количество плодов, штук	воздушно-сухой вес, г	абсолютно сухой вес, г	количество плодов, штук	воздушно-сухой вес, г	абсолютно сухой вес, г
			1972			
11—20	3139000	10570	10200	524900	1770	1706
21—40	11583000	39000	37040	73300	247	238
41—55	2678000	9020	8710	—	—	—
Итого на 1 га	17400000	58590	55970	598000	2020	1940
			1973			
11—20	17200	58	56	2061500	6841	6700
21—40	451400	1520	1467	356700	1201	1160
41—55	61100	206	198	—	—	—
Итого на 1 га	530000	1780	1720	2418000	8040	7860

Остановимся на вопросе о возрасте вступления черного саксаула в генеративную фазу. Согласно Леонтьеву (1946, 1954), саксаулы плодоносят с 5—7 лет и дают вначале небольшое количество плодов. С 10—12 лет плодоношение становится нормальным и продолжается при благоприятных

условиях 20—30 лет. Аналогичны сведения Данилина (1972) и К. А. Пашковского (1959). По данным Н. Е. Кокшаровой (1957), в лесокультурных посадках Шафриканского лесхоза черный саксаул вступает в генеративную фазу в третий-четвертый, а в плохих условиях в пятый-шестой годы вегетации. При этом в первый год плодоношения кусты могут давать в среднем по 25 г плодов, во второй год — до 50 г, а в возрасте 7 лет — даже 900 г. По нашим данным, в районе Репетекского заповедника в биогеоценозах, в которых саксаулы всегда в той или иной мере угнетены, они начинают плодоносить не в возрасте 5—6, а в 10—12 лет, причем далеко не все экземпляры. Так, из группы, насчитывающей более 50 экземпляров в возрасте 10—13 лет, обследованных нами в черносаксаульнике Южной долины, плодоносило только 16. При этом даже в урожайный 1972 г. они имели от нескольких до 200—300 плодов (в среднем 80), на одну особь, т. е. количество, совершенно ничтожное по сравнению со взрослыми деревьями. В 1973 г. этот подрост почти не плодоносил.

Иначе обстоит дело с культурами черного саксаула. При посадках, иногда сопровождающихся поливом, саксаул развивается быстрее и действительно может начать плодоносить в возрасте 5—6 лет. Подобное явление наблюдается на приусадебном участке Репетекской песчано-пустынной станции.

Некоторые исследователи, например Леонтьев (1954), считают, что точно определить возраст крупных особей черного саксаула невозможно, а потому нельзя руководствоваться возрастом при установлении тех или иных параметров деревьев саксаула. Действительно, даже при использовании проверенного (Пашковский, 1958; Гудочкин, 1960) и признанного лучшим способа Арциховского—Петрова всегда остается вероятность ошибки в несколько лет, т. е. в нашем случае возможность выхода за пределы той или иной возрастной группы. Поэтому для проверки полученных выше данных мы также рассчитали плодоношение саксаулов по классам высот и размерам крон. Все деревья обеих популяций, в том числе и модельные, были распределены по четырем классам высот и трем классам размеров крон и определено их среднее плодоношение на каждую градацию (табл. 3). Зная общее количество деревьев саксаула на 1 га, относящихся к соответствующей градации, мы определили урожай плодов на 1 га

ТАБЛИЦА 3

Распределение деревьев *Haloxylon ammodendron* по классам высот и размерам крон на 1 га в черносаксаульниках Южной и Репетекской долин

Классы высот, м	Размеры крон, м		
	мелкие	средние	крупные
I, 1.0—1.5	0.7—1.0	1.1—1.5	1.6—2.0
	34 / Не плодоносят	54 / 58	14 / 29
II, 1.6—3.0	1.5—2.3	2.4—3.1	3.2—4.0
	45 / 188	36 / 110	46 / 47
III, 3.1—4.5	2.0—4.0	4.1—6.0	6.1—8.0
	33 / 87	20 / 32	11 / Деревьев нет
IV, 4.6—6.0	3.7—5.8	5.9—7.9	8.0—10.0
	17 / 1	8 / 2	4 / Деревьев нет

Примечание. В числителе указано число деревьев на 1 га черносаксаульника в Южной долине, в знаменателе — в Репетекской долине.

в обеих долинах (табл. 4). При таком подходе оказалось, что в 1972 г. урожай плодов с 1 га черносаксаульника в Южной долине составил 59.3 кг в воздушно-сухом состоянии, что больше указанных ранее данных (табл. 2) на 0.7 кг, или примерно на 1%. Для Репетекской долины различие в величинах в 1972 г. составило 0.65 кг, что при втором методе на $^1/_4$ больше, чем при первом. В 1973 г. различия в данных, полученных обоими методами, также были не слишком большими. Таким образом, оценка семенной продуктивности черносаксаульников по возрастным группам оказалась достаточно точной.

Урожай плодов в Репетекской долине в 1972 г. был почти в 30 раз меньше, чем в Южной (табл. 2 и 4). В 1973 г., напротив, в Южной долине плодоношение почти отсутствовало, а в Репетекской урожай увеличился вчетверо по сравнению с 1972 г. Эти факты нельзя объяснить различием возрастной структуры древостоев, являющихся достаточно молодыми. Жизненность популяции саксаула в Репетекской долине, где оба года были неурожайными, довольно высокая (Георгиевский, 1972), даже выше, чем у популяции саксаула в Южной долине, где больше усыхающих деревьев. Почвенные и климатические условия обоих местообитаний, разделенных всего 3 км грядовых песков, различаются незначительно. Поэтому, вероятнее всего, это объясняется биологическими различиями обособленных популяций черного саксаула, выражающихся в разной погодичной ритмике плодоношения. Нечто подобное наблюдала Михельсон (1964) в 1955 г., когда плодоношение черного саксаула в Репетекской долине было ниже удовлетворительного, а в Восточной долине, расположенной в 9 км от станции Репетек, урожай его по обилию и зрелости плодов приближался к хорошему. При этом различия в плодоношении, подчеркивает автор, не могли быть связаны с поздними весенними заморозками, влияние которых в значительной мере сказалось только на плодоношении белого саксаула. В 1936 г. различия в плодоношении черносаксаульников в разных пунктах отметил Леонтьев (1946).

В 1973 г. урожай плодов был слабым в черносаксаульниках обоих местообитаний из-за неблагоприятных метеорологических условий — влажной весны и рано наступивших осенних заморозков. При общем большом количестве осадков особенно много их выпало в марте и апреле (43.4 и 47.1 мм), т. е. в период цветения саксаулов. Первые заморозки наступили уже в третьей декаде сентября и продержались до конца первой декады октября.

На ландшафтной карте Репетекского заповедника черносаксаульники в Южной долине занимают около 100 га площади, а в Репетекской — 1300 га. В пересчете на эту площадь урожай плодов обоих массивов черносаксаульников составил: в Южной долине в 1972 г. — 5930 кг, в 1973 г. — 140 кг; в Репетекской долине в 1972 г. — 3470 кг, в 1973 г. — 13 860 кг (в воздушно-сухом весе).

Подведем итоги изложенного. В условиях естественных сообществ Репетекского заповедника черный саксаул начинает плодоносить обычно в возрасте 10—12 лет (а не в 5—6 лет, как считалось ранее). В первые годы образуется незначительное количество плодов — от нескольких десятков до нескольких сотен на дерево. Значение этих молодых особей для семенной продуктивности черносаксаульников ничтожно. В древостоях обычно плодоносят не все взрослые деревья. Плодоношение особей, близких по своему возрасту и жизненному состоянию, может сильно колебаться — от почти полного отсутствия до нескольких сотен тысяч плодов на дерево. В целом в популяции наиболее интенсивно плодоносят средневозрастные деревья, дающие в обычный по урожайности год в среднем 0.3 кг плодов на дерево, а в отдельных случаях — до 1—2 кг плодов, редко более. Молодые (11—20 лет) и старые (41—55 лет) деревья за редкими исключениями дают меньше плодов. В зависимости от условий года семенная продуктивность черносаксаульников Репетекского заповедника колебалась в 1972—1973 гг. от 2 до 60 кг/га, что составляло от 500 тыс. до 18 млн плодов на 1 га. Близкие по своей структуре и условиям местообитания популяции

ТАБЛИЦА

Урожайность плодов *Haloxylon ammodendron* в черносаксаульниках Южной и Репетекской долин по классам высот и размерам крон в 1972—1973 гг. на 1 га

Классы высот	Южная долина			Репетекская долина		
	размеры крон			размеры крон		
	мелкие	средние	крупные	мелкие	средние	крупные
			1972			
I	70100	45400	168000	Плодов нет	9700	3500
	233	152	565		33	12
	225	141	538		32	11
II	141700	3348700	4607800	200200	142600	134000
	515	10100	15515	674	480	451
	500	9801	15016	651	462	436
III	2115600	1900100	1094300	171600	119900	Деревьев нет
	7123	6079	3686	588	404	
	6927	5894	3507	558	390	
IV	1591700	Деревьев нет	3179600	3000	4100	» »
	5358		10006	10	14	
	5022		9359	9	13	
Итого на 1 га . .	18263000 штук	59330 (возд.-сух. вес.)	56930 г (абс. сух. вес)	789100 штук	2670 г (возд.-сух. вес)	2560 г (абс. сух. вес)
			1973			
I	4100	800	1300	Плодов нет	43500	Плодов нет
	14	3	4		146	
	13	3	4		141	
II	Плодов нет	9100	168800	184200	416900	854900
		31	574	620	1404	2879
		30	549	599	1355	2778
III	101000	44800	61800	844800	728800	Деревьев нет
	343	151	208	2844	2656	
	328	146	201	2745	2564	
IV	19200	Плодов нет	Плодов нет	32000	Плодов нет	» »
	65			108		
	62			104		
Итого на 1 га . .	411000 штук	1390 г (возд.-сух. вес.)	1340 г (абс. сух. вес)	3105000 штук	10660 г. (возд.-сух. вес)	10290 г (абс. сух. вес)

Примечание. В первой строке число плодов саксаула, в штуках; во второй — воздушно-сухой вес плодов, в г; в третьей — абсолютно-сухой вес плодов, в г.

черного саксаула могут сильно различаться по интенсивности плодоношения в один и тот же год, что указывает, по-видимому, на их биологическую разнородность.

ЛИТЕРАТУРА

Б у р ы г и н В. А., Н. С. З а п р о м е т о в а. (1965). О семенной продуктивности некоторых кормовых растений пустыни и возможных районах заготовок семян. В кн.: Вопросы рационального использования и улучшения пустынных пастбищ. — В а в и л и н В. А., А. Б. Г е о р г и е в с к и й. (1974). Упрощенная динамическая модель ценопопуляции черного саксаула. Лесоведение, 3.—Г е о р г и е в с к и й А. Б. (1972). Структура ценопопуляции *Haloxylon ammodendron* (С. А. Mey.) Bunge в Юго-Восточных Каракумах. Бот. ж., 57, 11. — Г у д о ч к и н М. В. (1960). К вопросу о таксации и методике лесоустройства саксаульников. Вестн. с.-х. наукп, 11. Алма-Ата. — Д а н и л и н А. Л. (1972). Семенная продуктивность черного саксаула и черкеза Палецкого в песках Центральной Ферганы. Тр. Ташкент. с.-х. инст., 25. — К о к ш а р о в а Н. Е. (1957). Естественное семенное возобновление черного саксаула. Бюлл. научно-техн. информации Среднеаз. н.-и. инст. лесн. хоз., 3. — К о к ш а р о в а Н. Е. (1958). Естественное семенное возобновление черного саксаула в Шафриканском лесхозе Узбекской ССР. Тр. Среднеаз. н.-и. инст. лесн. хоз., 3. — Л а з а р е в и ч И. И. (1950). Опыт разведения черного саксаула в песчаной пустыне Средней Азии. Каракулеводство и звероводство, 4. — Л е о н т ь е в В. Л. (1946). Плодоношение саксаулов. Изв. Туркм. ФАН СССР, 1— Л е о н т ь е в В. Л. (1954). Саксауловые леса пустыни Кара-Кум. — М и х е л ь с о н Е. Г. (1955). Динамика растительности Восточных Кара-Кумов. Тр. Репетек. песчано-пустын. станции, 3. — М и х е л ь с о н Е. Г. (1964). Влияние поздневесенних заморозков на развитие растительности Репетекского заповедника в Юго-Восточных Каракумах. Уч. зап. Туркм. гос. пед. инст. сер. биол.-геогр. наук, 3, Чарджоу. — П а ш к о в с к и й К. А. (1958). К оценке существующих способов определения возраста саксаула. Докл. Казахск. с.-х. акад. наук, 4. — П а ш к о в с к и й К. А. (1959). Биолого-экологические особенности черного саксаула и агротехника культуры его посевом семян в Казахстане. Тр. Инст. лесн. хоз., 2, Алма-Ата. — Т о г ы з а е в Р. (1968). Развитие растительности Репетекского заповедника в зависимости от метеорологических условий. Проблемы освоения пустынь, 1. — Ч е р н я к Д. П. (1966). Направление и дальность распространения семян черного саксаула. Вестн. с.-х. науки, 9. Алма-Ата. — Ш а ц к а я М. П., В. И. К о н ы ч е в а. (1965). О качестве семян полукустарников в Юго-Западном Кызылкуме. В кн.: Вопросы рационального использования и улучшения пустынных пастбищ.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград
и
Репетекская песчано-пустынная
станция Института пустынь
АН Туркменской ССР,
Репетек.

Получено 23 VII 1975.

УДК 576.356.52 : 58 : 581.143.6 : 633.71

С. В. Шевченко

К ВОПРОСУ О ПОЛУЧЕНИИ ГАПЛОИДНЫХ РАСТЕНИЙ В КУЛЬТУРЕ ПЫЛЬНИКОВ *NICOTIANA TABACUM* L. (*SOLANACEAE*)

S. V. SHEVCZENKO. ON THE PROBLEM OF OBTAINING THE HAPLOID PLANTS IN THE ANTHER CULTURE OF *NICOTIANA TABACUM* L. *(SOLANACEAE)*

В культуре пыльников табака на питательной среде Нича получены гаплоидные растения. Для осуществления и ускорения их формирования необходимо соблюдение ряда условий (определенная фаза развития пыльцы, питательная среда, температура, освещение). Кроме того, рекомендуется предварительный отбор растений, в зрелой пыльце которых имеются жизнеспособные ценоцитные и многоклеточные структуры; частота их возникновения обусловлена прежде всего генотипической структурой особи.

Гаплоидные высшие растения привлекают особое внимание вследствие их практического значения для селекции. Однако использование таких растений еще затруднено из-за отсутствия достаточно разработан-

ной методики их получения. До недавнего времени единственным источником гаплоидных растений были гаплоидные партеногенез и апогамия, которые почти не поддаются управлению, поэтому возникновение таких растений было довольно ограниченным (Чейз, 1971). Более перспективным можно считать метод получения гаплоидных растений в культуре пыльников in vitro. Впервые этим методом Гуа и Магешвари (Guha, Maheshwari, 1964, 1966, 1967) получили гаплоидные растения у *Datura innoxia*, затем Буржен и Нич (Bourgin, Nitsch, 1967) и Нич и Нич (Nitsch J., C. Nitsch, 1969) — у табака, а Ниицеки и Ооно (Niizeki, Oono, 1968) — у риса.

Цель настоящей работы — изучение формирования гаплоидных растений в культуре пыльников in vitro и возможностей ускорения этого процесса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исходным материалом для культуры пыльников in vitro служили цветочные бутоны *Nicotiana tabacum* L. сорта Дюбек. В культуру было помещено 1600 пыльников табака. Испытывали две питательные среды — Нича (Nitsch J., C. Nitsch, 1969) и Мурасиге—Скуга (Murashige, Skoog, 1962). Перед добавлением агара и автоклавированием pH среды доводили до 5.7. В культуру помещали пыльники брюшной, или вентральной, стороной кверху на стадии распада тетрад и на стадии микроспоры. Методика культивирования сводилась к следующим операциям: в стерильном боксе бутоны окунали в спирт и обжигали в пламени спиртовки; после извлечения пыльников из бутона их помещали по два в пробирку в каждом варианте среды, а пятый пыльник брали для контрольного мазка. Культивируемые пыльники содержали в камерах при температуре 20—24°; световой период составлял 16 час. в сутки. Развившиеся проростки высаживали в горшки с землей. Подсчет числа хромосом в клетках корней проводили на давленых ацетокарминовых и ацетоорсеиновых препаратах.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пыльники, культивируемые на питательной среде Нича, на 28—30-й день растрескивались, и из них появлялись растеньица с корнями (рис. 1). В отдельных случаях сначала возникал каллус (рис. 2), а затем на нем формировались растеньица. Из одного пыльника развивалось от 2 до 84 растений. Большинство проростков имело интенсивно окрашенные семядоли и после высадки в грунт развивалось нормально.

При культивировании пыльников с целью получения гаплоидных растений необходимо соблюдение определенных условий. Согласно литературным данным (Bourgin, Nitsch, 1967; Niizeki, Oono, 1968; Nitsch J., C. Nitsch, 1969; Терновский и др., 1974, и др.) и нашим исследованиям, для получения максимального числа гаплоидных растений необходима

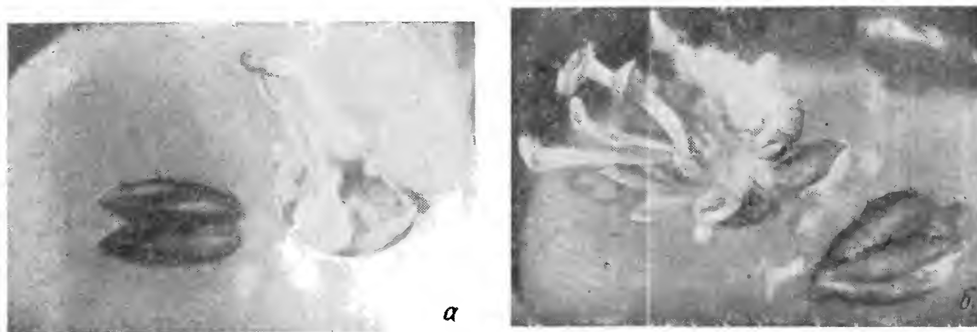


Рис. 1. Развитие проростков (*а*, *б*) в культуре пыльников *Nicotiana tabacum* (сорт Дюбек) на среде Нича.



Рис. 2. Развитие каллуса в культуре пыльников *Nicotiana tabacum* (сорт Дюбек) на среде Нича.

трансплантация пыльников, в которых микроспоры находятся в определенной фазе развития (когда у единичных микроспор уже началось первое деление при образовании мужского гаметофита). Большое значение имеет также состав питательной среды. Так, в наших опытах мы помещали по два пыльника (из одного и того же бутона) на среду Нича и по два — на среду Мурасиге—Скуга. На последней среде развитие растений не наблюдалось, в некоторых случаях возникал каллус. На среде Нича у большинства пыльников, взятых в оптимальной стадии развития микроспоры, появлялись проростки. Следует отметить, что и на этой среде только в пяти пробирках сначала образовался каллус, а затем из него — проростки. Всего было получено более 300 растений. Анализ показал, что большинство из них гаплоидны ($2n=24$) и только 11 растений были диплоидные ($2n=48$).

Хотя для получения гаплоидных растений в культуре пыльников большое значение имеют стадия развития пыльцы и определенные условия культивирования (состав питательной среды, температура, освещенность и т. д.), главную роль играет генотипическая структура растений, у которых берут пыльники. Цитологический анализ зрелой пыльцы различных видов растений и сортов показал, что среди морфологически и физиологически нормальных пыльцевых зерен всегда встречаются в том или ином числе аномалии — жизнеспособные ценоциты и многоклеточные структуры (рис. 3). Эти структуры возникают из микроспор, обладающих высокой чувствительностью к трансформирующим воздействиям окружающей среды. По нашему мнению, именно такие аномальные микроспоры развиваются в культуре в гаплоидные проростки; это подтверждается и количественными данными. В нашем эксперименте в условия культуры были помещены пыльники растений, у которых в смеси пыльцевых зерен число жизнеспособных ценоцитных и многоклеточных структур колебалось от 0.5 до 2.2%. Если учесть, что в каждом пыльнике около 3800 пыльцевых зерен, а из одного пыльника в нашем эксперименте развивалось максимум 84 проростка, становится ясным, что только единичные микроспоры могут развиться в проростки. Именно этим, по-видимому, объясняется, как правило, низкий (0.5—6%) процент развития гаплоидных растений в пыльниках (Clapham, 1971; Chandy, Narayanaswamy, 1971; Zenkteller, 1972; Picard, Ruyser, 1973). Культивирование пыль-

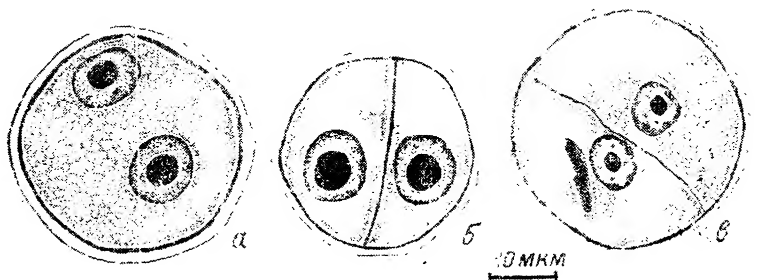


Рис. 3. Аномальные структуры, возникшие в процессе развития микроспор в пыльниках *Nicotiana tabacum* (сорт Дюбек) in vivo.

а — дикарион; *б* и *в* — двух- и трехклеточные структуры.

ников, в смеси пыльцевых зерен которых число жизнеспособных ценоцитных и многоклеточных структур составляло только 0.5%, не привело к положительным результатам.

Наши данные показывают, что для получения гаплоидных растений в культуре пыльников in vitro и ускорения этого процесса необходим предварительный отбор растений, основанный на анализе зрелой пыльцы. Его нужно проводить следующим образом: за день до вскрытия бутонов из них извлекают пыльники, кладут их в стерильные чашки Петри и помещают в бокс. После растрескивания пыльников пыльцу вытряхивают, смешивают и готовят постоянные препараты. Для этого ее фиксируют по Карнуа (6 : 3 : 1) непосредственно на предметном стекле, затем мазок диаметром 1 см приклеивают яичным белком, окрашивают метилгрюн-пиронином и заключают в бальзам. Полученные препараты исследуют под микроскопом, подсчитывая наряду с морфологически и физиологически нормальными пыльцевыми зернами количество жизнеспособных ценоцитных и многоклеточных структур. Перспективными можно считать растения, в зрелой пыльце которых число подобных структурных элементов составляет 2—4% и более.

ЛИТЕРАТУРА

Терновский М. Ф., Р. Г. Бутенко, Г. В. Изман, И. К. Шинкаренко. (1974). Гаплоидные растения табака, полученные в культуре пыльников. Генетика, X, 2. — Чейз Ш. (1971). Моноплоиды кукурузы и их производные. Генетика, VII, 3. — Bourgin J. P., J. P. Nitsch. (1967). Obtention de *Nicotiana* haploids à partir determines cultivies in vitro. Ann. Physiol., 9, 4. — Chandy L. P., S. Narayanaswamy. (1971). Diploid and haploid androgenic plantles from haploid *Datura* in vitro. Indian J. Biol., 9, 4. — Clapham D. (1971). In vitro development of callus from pollen of *Lolium* and *Hordeum*. Zeitschr. Pflanzenzücht, 65, 4. — Guha S., S. C. Maheshwari. (1964). In vitro production of embryos from anther of *Datura*. Nature, 204, 4957. — Guha S., S. C. Maheshwari. (1966). Cell division and differentiation of embryos in the grains of *Datura* in vitro. Nature, 212, 5057. — Guha S., S. C. Maheshwari. (1967). Development of embryoides from pollen grains of *Datura* in vitro. Phytomorphology, 17, 461. — Murashige T., F. Skoog. (1962). A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. Physiol. Plant., 15, 4. — Niizeki H., K. Oono. (1968). Induction of haploid rice plant anther culture. Proceed. Japan Acad., 44. — Nitsch J. P., C. Nitsch. (1969). Haploid plants from pollen grains. Science, 163, 8. — Picard E., J. Ruyser. (1973). Obtention de plantules haploides de *Triticum aestivum* L. à partir de culture d'anthères in vitro. Compt. rend. Acad. Sci., 277, 1. — Zenkteller M. (1972). Development of embryos and seedlings from pollen grains in *Lycium halimifolium* Mill. in the in vitro culture. Biol. plant. Acad. Sci. Bohemose, 14, 6.

Государственный
Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 29 I 1976.

УДК 577.95 : 581.49 : 581.45 : 582.675

И. Г. Зубкова

МОДУСЫ ОБРАЗОВАНИЯ УСТЬИЧНОГО АППАРАТА ЛИСТА В СЕМ. *RANUNCULACEAE* JUSS.

I. G. ZUBKOVA. MODUSES OF FORMATION OF THE LEAF STOMATIC APPARATUS IN THE FAMILY *RANUNCULACEAE* JUSS.

Исследовано 26 видов из 13 родов сем. *Ranunculaceae*. Устьичный аппарат у этих видов мезоперигенный, аномоцитного типа, причем дефинитивная форма достигается небольшим числом простых модусов (4). Устьице образуется в результате 2—3 делений материнской клетки, что свидетельствует об экономичности аномоцитного типа устьичного аппарата двудольных.

Настоящая статья является фрагментом серии работ, посвященных исследованию онтогенеза различных типов организации эпидермы листа двудольных. Продолжая эту серию, мы в данном сообщении рассматриваем аномоцитный (ранункулоидный) тип устьичного аппарата, который характеризуется в дефинитивной фазе некоторым количеством околоустьичных клеток, расположенных без какой-либо определенной последовательности и не отличимых по размерам и форме от остальных клеток эпидермы. В качестве объекта исследования мы выбрали сем. *Ranunculaceae*. Именно в этом семействе был впервые обнаружен и назван Веском (Vesque, 1889) ранункулоидным данный тип устьичного аппарата. Кроме того, мы надеялись встретить здесь наиболее характерное проявление организации данного типа.

За последнее время в связи с повышенным интересом к проблемам онтогенеза появилось немало работ, посвященных исследованию различных типов устьиц, в том числе и аномоцитному (Pant, Mehra, 1964; Décamps, 1974). В этих работах авторы дают описание хода онтогенеза, подчеркивая в каждом случае степень родства околоустьичных клеток. В задачу нашего исследования, помимо изучения характера онтогенеза устьиц аномоцитного типа, входило также и выявление наиболее полного разнообразия модусов, посредством которых реализуется одна и та же дефинитивная форма. В работе использовался метод лаковых пленок, который подробно изложен в нашей статье (Зубкова, 1971б).

Как показало исследование, дефинитивная форма устьичного аппарата в сем. *Ranunculaceae* достигается сравнительно небольшим числом модусов (см. рисунок). Ниже мы даем характеристику этих модусов.

Модус A_1. Протодермальная клетка делится поперечной дугообразной перегородкой на две неравные части. Меньшая часть клетки при этом становится материнской клеткой замыкающих клеток, из которой в результате второго деления образуются две замыкающие клетки устьица. В дефинитивной фазе возникают аномоцитные, мезоперигенные устьица с одной побочной клеткой.

Модус A_2. Протодермальная клетка делится наклонной короткой дугообразной перегородкой, которая отсекает в углу материнскую клетку замыкающих клеток. Из нее затем в результате второго деления образуются две замыкающие клетки устьица. В дефинитивной фазе возникают мезоперигенные аномоцитные устьица с одной побочной клеткой.

Модус A_3. Протодермальная клетка делится прямой продольной перегородкой на две приблизительно равные части, затем короткая поперечная дугообразная перегородка отсекает в углу сестринской клетки материнскую клетку замыкающих клеток. Последующее третье деление приводит к образованию двух замыкающих клеток. В дефинитивной фазе образуются устьица аномоцитного, мезоперигенного типа, окруженные 4—5 клетками, из которых две обязательно побочные (т. е. дериваты исходной материнской клетки).

Модус A_4. Протодермальная клетка делится пополам поперечной прямой перегородкой. Затем возникает продольная стенка, которая делит одну из двух клеток на две. При этом меньшая становится материнской клеткой замыкающих клеток. Очередное третье деление дает две замыкающие клетки устьица. В дефинитивной фазе образуются аномоцитные устьица мезоперигенного типа с двумя побочными клетками, остальные клетки, окружающие устьица, — обычные, покровные клетки эпидермы.

Как показывает исследованный нами материал, модус A_1 является общим для всех изученных родов. В таких родах, как *Ranunculus*, *Nigella*, *Clematis*, *Anemone*, *Ceratocephala* и *Pulsatilla* встречается только один модус A_1. Род *Aquilegia* характеризует максимальное для этого семейства разнообразие модусов (4). В остальных родах мы не нашли какой-либо закономерности в распределении модусов.

В отличие от многих других семейств двудольных, у которых даже на небольшом материале (2—3 рода) удается обнаружить значительное разнообразие типов устьиц в чистом виде, а также смешанные варианты,

Модусы онтогенеза	1 деление	2 деление	3 деление	Дефинитивная форма
A_1				
A_2				
A_3				
A_4				

Модусы онтогенеза устьиц аномоцитного типа в сем. *Ranunculaceae*.
Точки — материнская клетка и ее дериваты.

в сем. *Ranunculaceae* преобладает аномоцитный тип устьичного аппарата. Что касается исследованного нами материала, то здесь отмечен только один тип устьиц — аномоцитный, причем одна или две клетки, окружающие устьица, всегда побочные (см. таблицу).

В предыдущих наших работах (Зубкова, 1971а, б, 1975) было установлено, что модусы онтогенеза различаются между собой не только числом делений материнской клетки (продолжительность онтогенеза), но также формой и пространственным расположением первых двух перегородок. По характеру расположения стенок в процессе формирования структуры из материнской клетки модусы условно классифицировались нами как модусы прямых, косых и поперечных делений. В аномоцитном типе онтогенеза устьичного аппарата присутствуют все три категории модусов, причем модусы здесь только простые.[1] Число клеточных делений также минимально (2—3). Особенно короткий онтогенез в вариантах A_1 и A_2, когда устьице образуется уже в результате второго деления.

Таким образом, конечная стадия достигается здесь самым экономичным способом, что еще раз подтверждает высказанную нами точку зрения (Зубкова, 1966) о продвинутости аномоцитного типа устьичного аппарата. Мы считаем, что эволюция типов устьиц у двудольных шла по линии увеличения степени свободы в делениях эпидермальных клеток, умень-

[1] Простыми мы называем такие модусы, при которых образование устьица происходит без предварительных (холостых) делений.

Типы устьиц у исследованных представителей сем. *Ranunculaceae*

Вид	Модусы аномоцитного типа			
	A_1	A_2	A_3	A_4
Anemone riparia Fernald	+	—	—	—
Aquilegia sibirica Lam.	+	+	+	+
A. vulgaris L.	+	+	+	+
A. atrata Koch	+	+	+	+
Batrachium divaricatum (Schrank) Wimm.	+	+	—	—
Ceratocephala falcata (L.) Pers.	+	—	—	—
Clematis manschurica Rupr.				
Consolida orientale J. Gay	+	—	—	—
Coptis brachypetala Sieb. et Zucc.	+	—	+	—
Delphinium cashemirianum Royle	+	+	+	—
Nigella damascena L.	+	—	—	—
N. sativa L.	+	—	—	—
Pulsatilla pratensis (L.) Mill.	+	—	—	+
Ranunculus arvensis L.	+	—	—	—
R. chius DC.	+	—	—	—
R. oxyspermus M. B.	+	—	—	—
R. polyanthemus L.	+	—	—	—
Thalictrum calabricum Spreng.	+	—	—	—
T. dioicum L.	+	+	—	—
T. simplex L.	+	—	+	+
T. flavum L.	+	—	—	+
T. minus L.	+	—	—	—
T. petaloideum L.	+	+	—	—
T. sparsiflorum Turcz.	+	—	—	+
Trollius chinensis Bunge	+	+	—	—
Tr.×hybridus hort.	+	—	—	—

шения числа клеточных делений, упрощения хода онтогенеза от более сложных структур к менее сложным.

Последнее является весьма важным биологическим преимуществом, обеспечивающим максимальную экономию при образовании устьичного аппарата.

Что касается очертаний стенок клеток, то на первых стадиях деления материнской клетки они — прямолинейные, затем по мере роста клеток извилистость увеличивается. В дефинитивной фазе очертания клеток нередко сильно извилистые (этот признак обычно сопутствует аномоцитному типу и в других семействах двудольных).

В заключение автор выражает глубокую признательность профессору А. А. Яценко-Хмелевскому за помощь и внимание, проявленное к этой работе.

ЛИТЕРАТУРА

З у б к о в а И. Г. (1966). Эпидерма листа *Vitaceae* и ее систематическое значение. Бот. ж., 51, 2. — З у б к о в а И. Г. (1971а). Модусы образования устьичного аппарата в сем. *Rubiaceae*. Бот. ж., 56, 12. — З у б к о в а И. Г. (1971б). К онтогенезу диацитного типа устьичного аппарата листа двудольных. Ж. общ. биол., XXXII, 6. — З у б к о в а И. Г. (1975). Сравнительное морфолого-анатомическое изучение черешка и эпидермы листа у представителей сем. *Vitaceae* Juss. В кн.: Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. — D é c a m p s O. (1974). Types stomatiques chez les *Ranonculacées*. Compt. Rend. Acad. sci., D 279, 18. — P a n t D. D., M e h r a B h a r a t i. (1964). Ontogeny of stomata in some *Ranunculaceae*. Flora, 155, 1. — V e s q u e J. (1889). De l'emploi des charactères anatomiques dans la classification des vegetaux. Bull. Soc. Bot. France, 36, XLI—LXXVII.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР.
Ленинград

Получено 30 XII 1976.

УДК 577.95 : 582.579.2

И. И. Андреева

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ШПАЖНИКА ГИБРИДНОГО *GLADIOLUS×HYBRIDUS* HORT. *(IRIDACEAE)*

I. I. ANDREEVA. LIFE CYCLE OF THE CORNFLAG *GLADIOLUS×HYBRIDUS* HORT. *(IRIDACEAE)*

Изучен морфогенез вегетативных органов гладиолуса *Gladiolus×hybridus* hort., выращенного из семян. Получены данные о последовательных изменениях структуры побегов и корней на протяжении 8 лет жизни растения. Установлено, что вырождение (потеря растением хозяйственной годности), т. е. прогрессивное уменьшение мощности растения, «израстание», ослабление вегетативного размножения, носит онтогенетический характер и связано с наступлением сенильного периода. Отмечено сходство морфогенеза вегетативных органов шпажника гибридного и ряда других клубнелуковичных, клубневых и луковичных травянистых поликарпиков.

Шпажник гибридный *Gladiolus×hybridus* hort. — многолетнее клубнелуковичное, поликарпическое травянистое растение. Он является сложным гибридом, полученным на основе других гибридов — шпажников гентского *G.×gandavensis*, Лемуана *G.×lemoinei* и нансийского *G.×nanceianus* (Громов, 1965; Полетико, Мишенкова, 1967; Miessner, 1968).

В современном декоративном садоводстве шпажник гибридный занимает видное место. Об этом можно судить как по широкому распространению его на всех континентах, так и по размаху селекционной работы, в результате которой получены тысячи сортов.

В литературе по декоративному садоводству имеется множество рекомендаций по вопросам агротехники, размножения и селекции шпажника гибридного; однако они не опираются на знания особенностей жизненного цикла этого растения.

В практике декоративного садоводства известно явление вырождения, т. е. потеря растением хозяйственной годности. Его объясняют различными причинами.

Задачей нашей работы являлось изучение в условиях культуры морфогенеза вегетативных органов шпажника гибридного с целью выяснения особенностей вырождения у растений этой жизненной формы.

Среди травянистых поликарпиков луковичные и клубнелуковичные геофиты привлекают особое внимание исследователей вследствие их приспособительных особенностей. Этой группе жизненных форм посвящен ряд работ (Irmisch, 1850, 1856; Velenowsky, 1907; Kirchner et al., 1934; Troll, 1937; Ахвердов, 1956; Бочанцева, 1962; Капинос, 1963; Скрипчинский В., Вл. Скрипчинский, 1965; Шорина, 1967, 1974; Шорина, Просвирина, 1971; Смирнова, 1967; Артюшенко, 1970; Баранова, 1971).

Большой жизненный цикл шпажника гибридного никем не изучался, но в некоторых работах (Непорожный, 1950; Вакуленко, 1952; Сысина, 1953; Громов, 1965; Седова, 1967) отражены отдельные черты его морфогенеза. Мы полагаем, что полученные нами сведения расширят представления о жизненном цикле клубнелуковичных растений и помогут разработке научно обоснованных приемов садоводства и селекции шпажника.

Происхождение шпажника гибридного обусловливает его требовательность к теплу, в условиях средней полосы СССР он не зимует в открытом грунте, поэтому его культивируют как однолетнее растение. Клубнелуковицы осенью выкапывают и в течение зимы содержат в хранилищах.

Клубнелуковица ежегодно отмирает и замещается новой. Отмершие клубнелуковицы предыдущего года могут сохраняться до наступления следующего, но в условиях культуры их осенью удаляют, так как, являясь благоприятным субстратом для вредителей, они служат источником различных заболеваний.

В связи с тем, что растения шпажника гибридного ежегодно выкапывают осенью, он представляет удобный объект для изучения клона в условиях культуры (т. е. ряда поколений побегов единого происхождения, образующих каждый раз новую собственную корневую систему).

Изучение жизненного цикла шпажника гибридного проводится нами с 1968 г. по методике И. П. Игнатьевой (1964) в Ботаническом саду при кафедре ботаники Тимирязевской сельскохозяйственной академии (Москва) на растениях, выращенных из семян. Агротехника выращивания обычная, принятая в цветоводстве, за исключением того, что в течение жизненного цикла растений удобрения в почву мы не вносили.

Изучение морфогенеза вегетативных органов проводили по годам жизни, а в пределах года — по фазам развития.

В соответствии с классификацией И. П. Игнатьевой (1965) у монокарпического побега были выделены вегетативная и репродуктивная части. Вегетативная часть побега у шпажника представлена клубнелуковицей.

Клубнелуковица — это нижняя часть побега с укороченными междоузлиями и почками возобновления, стебель которой сильно утолщен вследствие отложения запасных веществ. Репродуктивная часть побега — это расположенная выше часть его с удлиненными междоузлиями, несущая репродуктивные органы.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Первый год жизни (виргинильные растения). Прорастание подземное, оно начинается с положительно геотропического роста базальной части влагалища семядоли, благодаря чему слабо выраженный зародышевый корень и почечка углубляются в почву до 1 см (Андреева, 1971). Затем начинается отрицательно геотропический рост семядоли. Она дифференцирована на замкнутое трубчатое влагалище, нитевидный черешок и гаусторий грушевидной формы, погруженный в эндосперм семени и остающийся в нем. Все ее части бесцветные, влагалище и черешок прозрачные, гаусторий матовый. Внутри влагалища виден растущий первый лист. Гипокотиль и эпикотиль крайне укорочены и практически представлены пластинкой. Согласно А. Имсу (1964, с. 319), «у других же однодольных гипокотиль короткий и может представлять собой едва ли нечто большее, чем сосудистую пластинку, которую бывает трудно обнаружить».

Массовые всходы появляются на 16—18-й день после посева, при этом на поверхности почвы видны верхушки влагалищ семядолей. Основная функция влагалища состоит в защите почечки при ее росте сквозь почву. В период прорастания благодаря высокому тургору клеток влагалище служит буравом, пробивающим своей верхушкой слой почвы.

1-й лист — срединный, ассимилирующий, с замкнутым влагалищем. Он прорывает влагалище семядоли и развивается над поверхностью почвы в виде вертикальной, узкой (0.1—0.2 см),[1] линейной зеленой пластинки. Жилкование листа параллельное; средняя жилка более толстая. Двурядное листорасположение, характерное для взрослых растений, устанавливается сразу.

Примерно на 40-й день после посева на гипокотиле появляется 1-й придаточный корень. Он занимает вертикальное положение, сдвигая главный корень вбок. Функционально и морфологически это типичный контрактильный корень. Основание его на протяжении 1—1.5 см утолщено. Вначале он прозрачен и имеет гладкую поверхность, затем на его базальной части образуются поперечные складки. В результате на 55-й день после посева основание главного побега втягивается в почву до 3 см.

В фазе 2-го листа базальная часть влагалища семядоли вздувается и внутри ее можно обнаружить зачаток будущей клубнелуковицы. Она

[1] Данные приводятся по модельным растениям, число которых варьировало от 8 до 32.

представляет собой 1' метамер, междоузлие которого, находящееся выше места отхождения 1-го ассимилирующего листа, разрастается.

Снаружи клубнелуковица покрыта тонким пленчатым основанием влагалища семядоли. В пазухе последней к этому времени уже заложены бугорки, из которых в дальнейшем разовьются детки.

В течение вегетационного сезона растения далее развивались по-разному. По числу срединных листьев к концу 1-го года жизни были выделены 3 группы растений: слаборазвитые — в течение всего первого сезона они оставались в фазе двух листьев (таких растений подавляющее большинство); среднеразвитые — они образовывали 3—6 листьев; сильноразвитые — у них формировалось 7—13 листьев, а у трех из них — даже зачатки цветков.

К концу вегетационного сезона корневая система растений представлена 4—12 придаточными корнями, ветвящимися до 3-го порядка. Они формируются на укороченных гипокотиле и эпикотиле. Благодаря контрактильности корней клубнелуковица оказывается втянутой в почву на глубину 4—6 см.

В 1-й год жизни растения обычно остаются в вегетативном состоянии (исключая три выше упомянутых экземпляра). К концу вегетации главный побег представлен клубнелуковицей, сформированной 4—5 метамерами, междоузлия которых разрастаются и утолщаются. Наиболее длинное 2-е междоузлие, а длина последующих междоузлий постепенно уменьшается (рис. 1).

Основание и верхушка клубнелуковицы слабо вогнуты. Снаружи она покрыта замкнутыми сухими чешуями, которые представляют собой влагалища отмерших срединных листьев.

Клубнелуковицы у слаборазвитых растений небольшие, цилиндрические (высота их в 1.5 раза больше диаметра), у среднеразвитых — крупнее, шаровидные (высота равна диаметру), а у сильноразвитых — клубнелуковицы еще более крупные, округлые, уплощенные (высота их меньше диаметра).

Органы возобновления к концу вегетации представлены верхушечной почкой, почками в пазухах срединных листьев и группами деток в пазухе семядоли и 1-го срединного листа. Почки закрытые.

Емкость терминальной почки — 6—12 листовых зачатков, имеющих вид колпачков. Колпачки — это низовые листья с замкнутым основанием. Из них 3—5 наружных листьев сухие, пленчатые, золотистого цвета, а 3—4 внутренние — мясистые, белые.

В пазухах наружных колпачков верхушечной почки видны недифференцированные меристематические бугорки менее 0.5 мм.

Размеры боковых почек в пазухах срединных листьев невелики (длина 0.1 см), емкость также мала — 1—2 листовых зачатка в виде мясистых белых колпачков. Снаружи они защищены предлистом, представленным замкнутым сухим колпачком.

Почки у шпажника гибридного становятся вполне закрытыми очень рано, уже на втором пластохроне, т. е. при емкости в 1 зачаток.

Согласно Т. И. Серебряковой (1971, с. 114), «медленный темп заложения примордиев и быстрое замыкание защитных

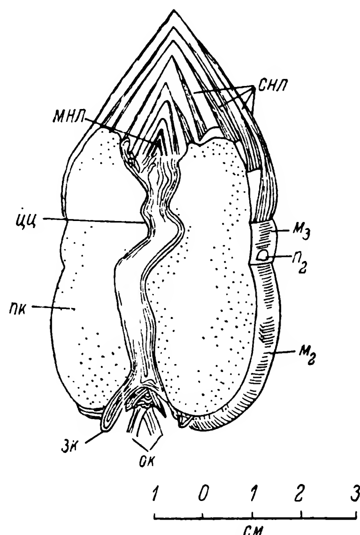


Рис. 1. Продольный срез клубнелуковицы *Gladiolus* ×*hybridus* hort. в конце 1-го года жизни (кроющие чешуи удалены).

ок — остатки придаточных корней текущего года, *зк* — зачаток питающего корня будущего года, $м_2$ — второе междоузлие, $м_3$ — третье междоузлие, $п_2$ — почка в пазухе 2-го листа, *снл* — сухие низовые листья, *мнл* — мясистые низовые листья, *цц* — центральный цилиндр, *пк* — первичная кора.

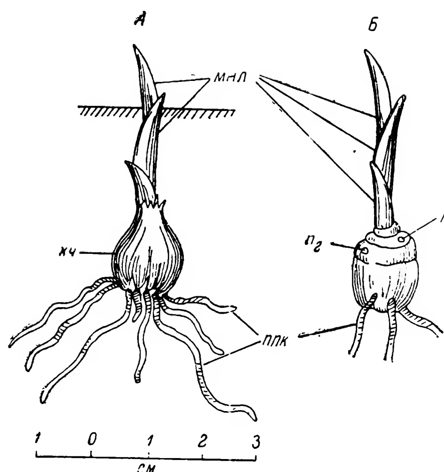


Рис. 2. *Gladiolus*×*hybridus* hort. на 2-м году жизни в фазе 11-го низового листа.

А — целое растение, *Б* — кроющие чешуи удалены; *ппк* — питающие придаточные корни, *кч* — кроющая чешуя, *мнл* — мясистые низовые листья, $п_2$ и $п_3$ — почки в пазухах 2-го и 3-го листьев.

„колпачков" является в пределах родственных групп признаком адаптивным, свойственным . . . более ксероморфным видам».

Сформировавшиеся детки представляют собой небольшие боковые клубнелуковицы, развивающиеся чаще всего на столонах или же без них.

Обычно зрелая детка представляет собой 1 метамер, междоузлие которого, расположенное выше места отхождения 1-го низового листа (между этим листом и верхушечной почкой), разрастается. Детка может быть также образована 2—3 метамерами. При этом самым крупным также является междоузлие между 2-м и 1-м низовыми листьями.

Детки легко отделяются от материнского растения вследствие хрупкости столонов.

Таким образом, в большом жизненном цикле шпажника гибридного вегетативное размножение наступает раньше, чем цветение.

В т о р о й г о д ж и з н и (м о л о д ы е р е п р о д у к т и в н ы е р а с т е н и я). Отрастание после посадки начинается через 13—16 дней. Возобновление их на втором году жизни моноподиальное — в рост трогается верхушечная почка (рис. 2). В ней, как отмечено выше, сформированы лишь низовые листья, что не совпадает с данными Е. А. Седовой (1967), согласно которым в почке представлена вся вегетативная сфера побега.

Сухие низовые листья находятся на верхней части клубнелуковицы 1-го года жизни и на основании молодого побега; их функция — защита почки возобновления в период покоя. Они недолговечны и разрываются под напором растущего побега, опадая вскоре после того, как почка трогается в рост. Иногда 1—2 верхних низовых листа сохраняются в течение месяца в основании молодого побега.

Мясистые низовые листья располагаются только в нижней части молодого побега текущего года. Трогаясь в рост, они увеличиваются и разрывают сухие чешуи. По мере роста внутренние листья прорывают целиком замкнутые вначале наружные листья. В дефинитивном состоянии они представляют собой ряд низовых листьев различной величины и формы. Их функция — защита побегов в период его подземного роста.

Одновременно с ростом побега возобновления начинают расти придаточные корни, заложившиеся осенью и зимой в основании первого разросшегося междоузлия клубнелуковицы предыдущего года. Они белые, шнуровидные (диаметр 1—2 мм) и выполняют функцию всасывания.

В начале июня большинство растений находится в фазе 2-го срединного листа (это 13-й лист главного побега).

В пазухах 3—6-го листьев клубнелуковицы 1-го года жизни формируются детки или почки, остающиеся спящими. Их емкость 1—2 листовых зачатка. Развитие деток на клубнелуковице 1-го года, которая после истощения отмирает в конце 2-го сезона вегетации, по-видимому, является приспособлением к их отторжению. В пазухах 7—9-го листьев формируются поодиночке или группами детки. В пазухах 10—12-го листьев развиты недифференцированные бугорки.

К этому времени разрастается и утолщается 12-е междоузлие (между верхним низовым и нижним срединным листом), т. е. начинает форми-

роваться клубнелуковица 2-го года. В верхушечной почке сформирован зачаток 14-го ассимилирующего листа. На одном-двух нижних укороченных междоузлиях клубнелуковицы текущего года сформированы первые придаточные контрактильные корни. Это пока неветвящиеся гладкие, хрустально-прозрачные корни диаметром 0.3 см. Образование питающих корней прекращается, они достигают 12—20 см и ветвятся до 2—3-го порядков. Число их колеблется от 12 до 17.

В середине июля у главного побега формируется репродуктивная часть с зачатками цветков.

Клубнелуковица 1-го года у одних растений к этому времени остается плотной (рис. 3), у других истощается и сморщивается, при этом на ней образуются поперечные складки. Часто она сдвигается вбок вследствие деятельности контрактильных корней, занимающих вертикальное положение под клубнелуковицей 2-го года жизни.

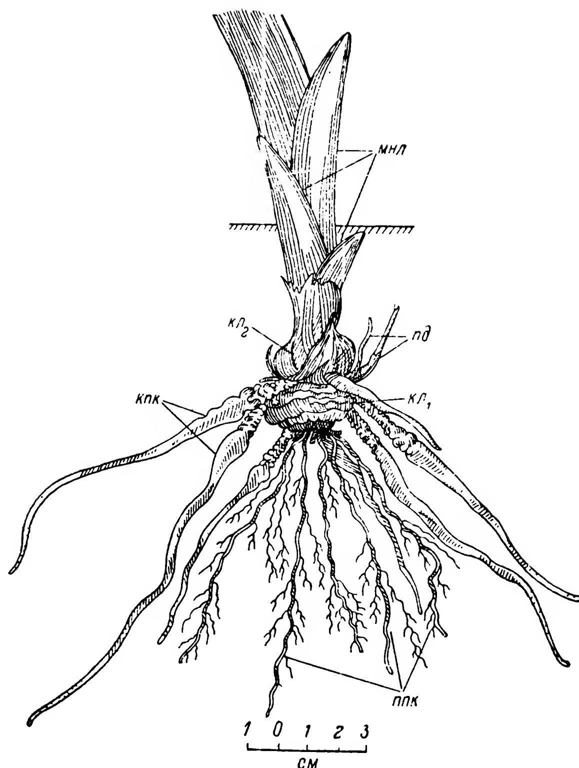


Рис. 3. Подземная часть главного побега *Gladiolus*× *hybridus* hort. на 2-м году жизни, фаза 16-го срединного листа.

ппк — питающие придаточные корни, *кпк* — контрактильные придаточные корни, *мнл* — мясистые низовые листья, *кл*$_1$ — клубнелуковица 1-го года, *кл*$_2$ — клубнелуковица 2-го года, *пд* — проросшие боковые клубнелуковицы (детки).

К этому времени клубнелуковица 2-го года достигает предельных размеров. Она образована 8—10 метамерами. Междоузлия между 11—15-м листьями разрастаются, причем самое крупное находится между верхним низовым и нижним срединными. Длина междоузлий, расположенных выше, постепенно уменьшается. Нижележащие междоузлия, находящиеся между низовыми листьями, остаются укороченными. Все срединные листья на клубнелуковице мечевидные, размеры их увеличиваются в акропетальной последовательности и достигают, как и в 1-й год, максимальной величины у верхнего листа.

На репродуктивной части главного побега формируются два срединных листа.

В пазухах низовых листьев продолжают развиваться детки. Почки в пазухах 2—3 нижних срединных листьев, достигнув 2—3 мм длины, останавливаются в развитии и переходят в спящее состояние. Их емкость 1—2 низовых листа (в виде мясистых колпачков). Снаружи они защищены предлистом, имеющим вид сухого пленчатого колпачка.

В пазухах двух верхних самых крупных срединных листьев клубнелуковицы развиты почки возобновления (3—5 мм длины); их емкость 2—3 низовых листа (в виде мясистых колпачков), они тоже защищены предлистом в виде сухого колпачка.

В пазухах срединных листьев на репродуктивной части побега зачатки почек остаются в виде недифференцированных бугорков. Описанные в литературе случаи образования деток в пазухах листьев на репродуктивной части побега нами не наблюдались.

Корневая система представлена питающими и контрактильными корнями. Наиболее старые питающие корни в середине июля отмирают, начиная с верхушек. Число контрактильных корней колеблется от 4 до 9. Новообразование их продолжается. Достигшие предельных размеров контрактильные корни имеют длину 12—15 см.

У подавляющего большинства растений контрактильные корни не ветвятся, у отдельных — на их неутолщенной верхней части появляются корни 2—3-го порядков. Таким образом, эти корни выполняют две функции — втягивания и всасывания.

Массовое цветение наступает в конце августа—начале сентября. К этому времени у большинства растений длина стебля репродуктивной части главного побега около 90 см при диаметре 0.6 см.

В конце сентября созревают семена. После этого репродуктивная часть главного побега начинает отмирать, но до уборки (конец сентября) отмирает, как правило, только соцветие.

Обычно в течение первого месяца хранения после уборки репродуктивная часть засыхает и отмирает. Следует подчеркнуть, что процесс отмирания стебля останавливается, не достигая почек возобновления. В этом месте отмершая репродуктивная часть побега легко отламывается от клубнелуковицы, после чего по всей поверхности места отпада образуется защитный слой толщиной 1—2 мм, представленный рядами клеток, стенки которых опробковевают. Вследствие этого дальнейшее отмирание тканей прекращается, не распространяясь таким образом на ткани клубнелуковиц.

Клубнелуковица 1-го года жизни к моменту уборки полностью истощается, сморщивается и подсыхает, но все еще остается соединенной узкой переходной зоной с клубнелуковицей 2-го года. Эта зона образована 3—4 метамерами с сухими низовыми листьями и сильно укороченными междоузлиями. У хорошо просохших клубнелуковиц в области верхнего из этих метамеров старая клубнелуковица легко отламывается от молодой. Здесь также образуются защитные слои опробковевших клеток. Таким образом, продолжительность жизни клубнелуковицы 1-го года жизни полтора календарных года.

Клубнелуковицы 2-го года (в отличие от цилиндрических клубнелуковиц 1-го года) у подавляющего большинства растений почти шаровидной формы, несколько уплощенные сверху и снизу (высота их равна или меньше диаметра); размеры их больше, чем у прошлогодних клубнелуковиц (рис. 4).

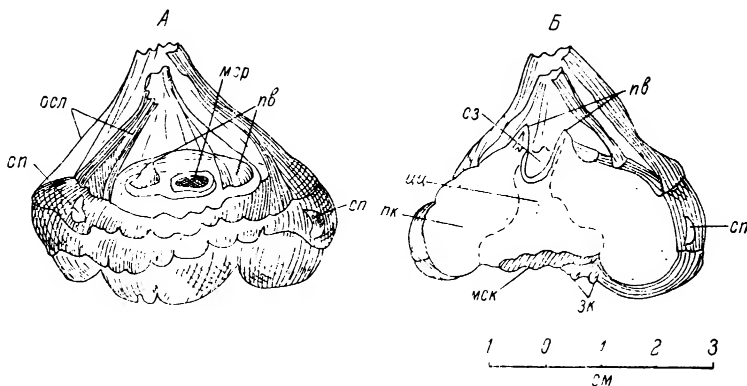


Рис. 4. Клубнелуковица *Gladiolus*×*hybridus* hort. в конце 2-го года жизни (кроющие чешуи удалены).

А — внешний вид, *Б* — продольный срез; *зк* — зачатки питающих корней будущего года, *мср* — место отмирания стебля репродуктивной части побега, *сз* — защитный слой, *мск* — место отделения старой клубнелуковицы от молодой, *пв* — почки возобновления, *сп* — спящая почка, *осл* — основания срединных листьев на клубнелуковице, *пк* — первичная кора, *цц* — центральный цилиндр.

Изменяется и структура клубнелуковиц — число метамеров увеличивается до 8—10.

Органы возобновления к концу 2-го года жизни представлены 2 почками возобновления, расположенными в пазухах верхних срединных листьев клубнелуковицы, почками в пазухах остальных срединных листьев клубнелуковицы и 1—2 верхних низовых листьев, а также группами деток в пазухах остальных низовых листьев. Емкость почек возобновления — 4—5 листовых зачатков. Емкость почек в пазухах других ассимилирующих листьев клубнелуковицы — 2—3 листовых зачатка.

Число деток, развивающихся в пазухах низовых листьев главного побега 2-го года жизни, в 3—4 раза больше, чем в 1-й год жизни в пазухах семядоли и 1-го срединного листа. По структуре они сходны с детками растений 1-го года жизни.

Число контрактильных корней достигает 17—20. Благодаря их деятельности основание главного побега оказывается втянутым в почву на глубину 5—7 см.

Таким образом, главный побег развивается по дициклическому типу. Вегетативная часть его состоит из двух клубнелуковиц — 1-го и 2-го лет жизни, у которых в сумме образуется 18—27 листьев. На клубнелуковице 1-го года жизни у подавляющего большинства растений образуется 2 срединных листа (у некоторых до 10—13) и 4 низовых; на клубнелуковице 2-го года на вегетативной части побега — 4—5 низовых и 4—5 срединных листьев, на репродуктивной части побега — 2 срединных листа.

Третий год жизни (средневозрастные репродуктивные растения). Возобновление растений в третий и последующие годы — симподиальное, поскольку соцветие формируется терминально. Фаза отрастания наступает, как и на втором году жизни, через две недели после посадки.

На рис. 5 показаны нижний ($n_б$) и верхний ($n_а$) побеги 2-го порядка в фазе роста (26 V), из которых в текущем году строится надземная система растений. У большинства растений развиваются 2 побега, так как в рост одновременно трогаются 2 боковые почки возобновления в пазухах двух верхних срединных листьев клубнелуковицы. На основании побега 2-го порядка находятся 5—6 сближенных низовых листьев. Из них 1—2 наружных — небольшие, сухие, коричневого или золотистого цвета, прорваны растущим побегом.

Следующие 4 листа, которые в почке возобновления были представлены мясистыми колпачками, по мере роста побега увеличиваются и превращаются в довольно крупные низовые листья. Самый верхний низовой лист после его появления над почвой прорывает 1-й срединный лист — это 6—7-й лист

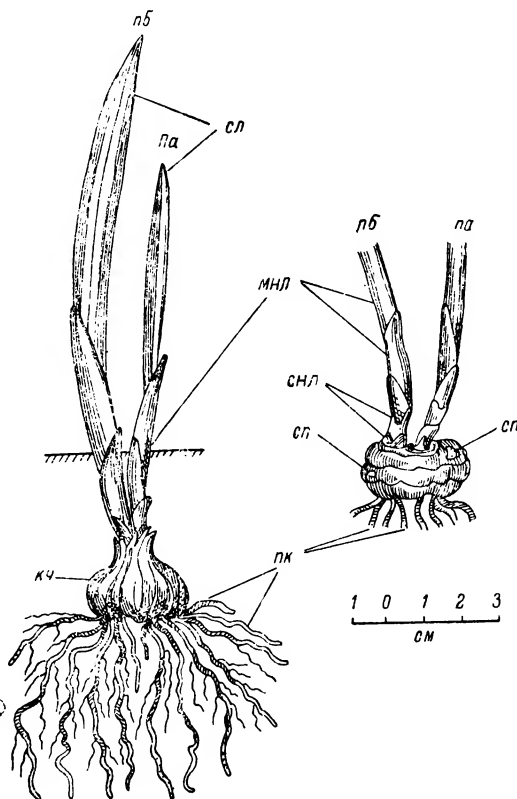


Рис. 5. *Gladiolus×hybridus* hort. 3-го года жизни (26 V)

$n_а$ и $n_б$ — побеги 2-го порядка, *пк* — питающие корни, *сп* — спящая почка, *кч* — наружняя кроющая чешуя, *снл* — сухие низовые листья, *мнл* — мясистые низовые листья, *сл* — срединные листья.

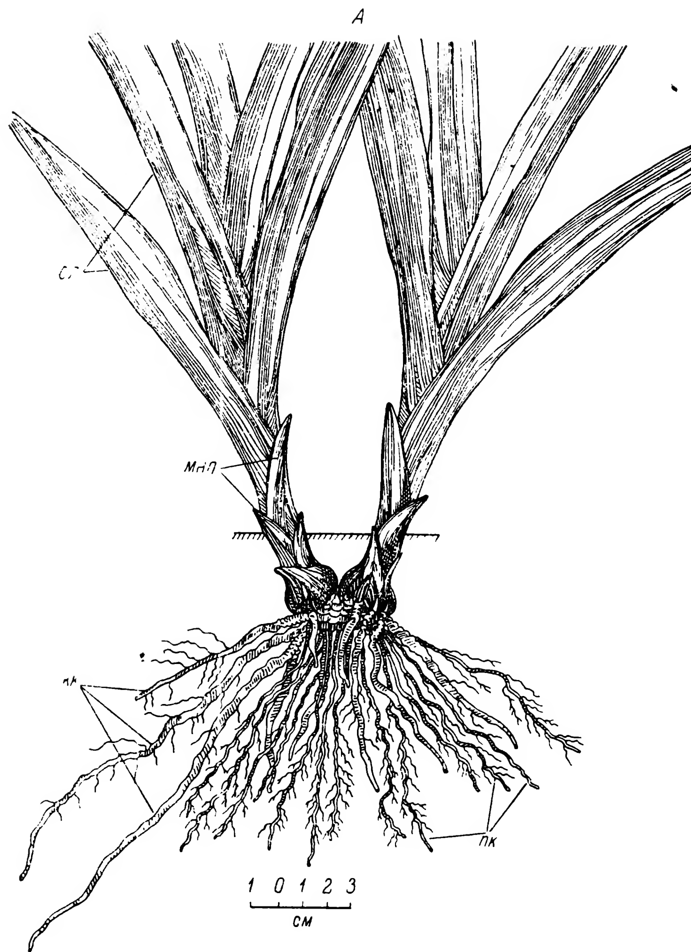


Рис. 6. *Gladiolus*×*hybridus* hort. 3-го года жизни (20 VII).

А — целое растение, *Б* — листья удалены, *В* — продольный срез, *Г* — детки в пазухе 3-го низового листа побега *п*б; *п*а и *п*б — побеги 2-го порядка, *пк* — питающие корни, *кк* — контрактильные корни, *мнл* — мясистые низовые листья, *сл* — срединные листья, *д* — детки, *сп* — спящие почки, *пв* — почки возобновления.

побега 2-го порядка. Почки в пазухах всех листьев развиты слабо и имеют вид недифференцированных бугорков. Корневая система состоит из 15—17 придаточных питающих корней (длиной до 7 см, разветвленных до 2-го порядка), которые формируются в виде кольца на основании нижнего разросшегося междоузлия прошлогодней клубнелуковицы.

В первых числах июня начинает формироваться клубнелуковица 3-го года жизни. Она образуется за счет разрастания междоузлий 4—5 метамеров. При этом первым, как и на 2-м году жизни, разрастается междоузлие между верхним низовым и нижним срединным листьями.

Число срединных листьев на вегетативной части побега 2-го порядка 4—5; они мечевидной формы, их размеры увеличиваются в акропетальном направлении.

На рис. 6 изображено типичное по степени развития растение (20 VII). Корневая система его состоит из питающих корней длиной до 16 см, ветвящихся до 2-го и 3-го порядков.

У побега $п_б$ развито 6 контрактильных корней, а у побега $п_а$ — 4 корня длиной до 19 см.

Фаза начала цветения наступает в начале августа, что на 3—4 недели раньше, чем в предыдущем году у главного побега.

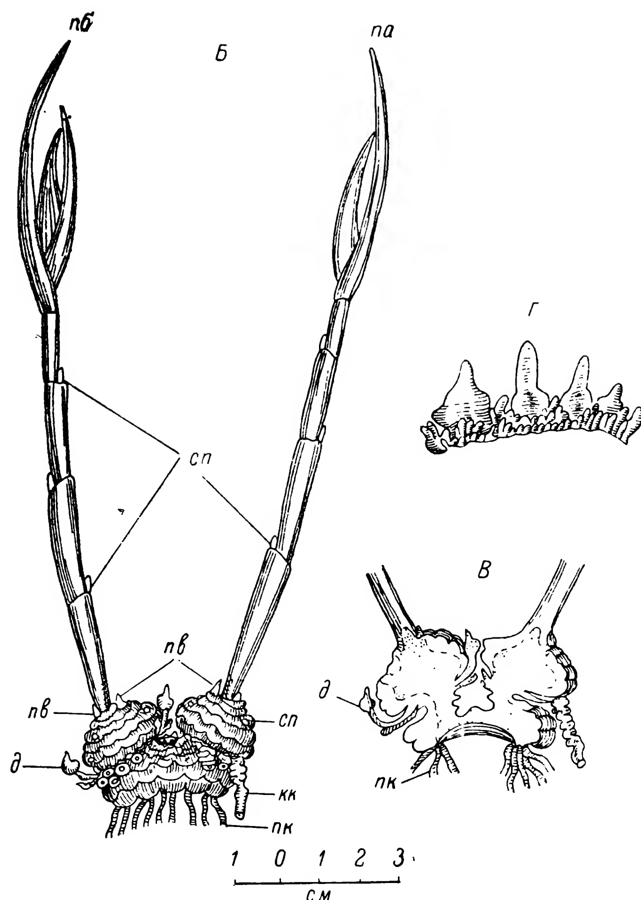


Рис. 6 (*продолжение*).

К моменту уборки (конец сентября) клубнелуковица 2-го года полностью истощается и уменьшается, она сморщивается и подсыхает. Связь ее с молодыми клубнелуковицами не прекращается до конца вегетации. При подготовке клубнелуковиц к хранению после уборки она легко отламывается от клубнелуковиц 3-го года. Таким образом, продолжительность ее жизни 1 год 4 месяца.

Форма клубнелуковиц у побегов 2-го порядка на поперечном сечении округлая, уплощенная сверху и снизу — высота ее в 2 раза меньше диаметра. Клубнелуковицы этого года заметно крупнее прошлогодних. Они образованы 8—10 метамерами, междоузлия 4—5 метамеров разрастаются, причем наиболее крупное обычно находится между верхним низовым и нижним срединным листьями. Длина расположенных выше междоузлий (между срединными листьями) постепенно уменьшается в акропетальном направлении; междоузлия между низовыми листьями остаются укороченными (их максимальная длина 0.2 см, а чаще — менее 0.1 см).

Таким образом, клубнелуковицы побегов 2-го порядка имеют такую же структуру, как и клубнелуковицы 2-го года жизни главного побега.

По данным наших измерений, длина репродуктивной части побега у модельных растений колебалась от 97 до 110 см, диаметр стебля — 0.7—0.9 см. Число метамеров до соцветия — 4—5, длина их междоузлий изменяется по одновершинной кривой.

Органы возобновления, как и в предыдущий год, представлены 2-мя почками возобновления в пазухах 2 верхних срединных листьев клубнелуковицы, почками в пазухах остальных срединных листьев клубнелуковицы и одиночными детками или группами деток в пазухах 2—4 низо-

вых листьев. Емкость почек и структура деток такие же, как у растений прошлого года.

К моменту уборки $^3/_4$ питающих корней и $^1/_3$ контрактильных корней (число которых достигает 9—18) отмирают. Благодаря их втягивающему действию основание побега углубляется в почву на 6—7 см. Отмирание репродуктивной части побега 2-го порядка после цветения и плодоношения происходит так же, как и у главного побега.

Таким образом, структура побегов 2-го порядка отличается от таковой главного побега. Главный побег дициклический, побеги 2-го порядка моноциклические. Вегетативная часть их представлена округлой, несколько уплощенной клубнелуковицей, образованной 8—10 метамерами.

Число листьев на репродуктивной части побега возрастает по сравнению с главным побегом и достигает 3—4.

Всего у побегов 2-го порядка до соцветия развивается 13—15 листьев (из них 5—6 низовых и 4—5 срединных на вегетативной части побега и 3—4 срединных — на репродуктивной); в отличие от главного побега до соцветия развивается 18—27 листьев.

Четвертый год жизни (средневозрастные репродуктивные растения). При посадке клубнелуковиц 6 V рост начался 13—16 V, т. е. на неделю раньше, чем в предыдущем году. Побеги 3-го порядка имеют в основном такую же структуру, как и 2-го порядка. Отличия сводятся к следующему: увеличиваются размеры листьев, формирование молодых клубнелуковиц начинается на неделю раньше, чем в предыдущем году; развивается более мощная по сравнению с прошлым годом корневая система. Она состоит из 32 питающих корней длиной до 16 см. Образование новых питающих корней завершается к концу июня, что на три недели раньше, чем в предыдущем году. Число их достигало 42, длина до 16 см, ветвление — до 2—3-го порядков.

Фаза цветения наступает в конце июля—начале августа, что на неделю раньше, чем в предыдущем году, или происходит в те же сроки.

Структура клубнелуковиц побегов 3-го порядка в основном такая же, как и у побегов 2-го порядка. Отличие их состоит в том, что 1-е междоузлие, разрастающееся между верхним низовым и нижним срединным листом, не является самым крупным, как у побегов 2-го порядка. Длина репродуктивной части побегов модельных растений 163 и 174 см при диаметре стебля соответственно 1 и 1.2 см. Число цветков в соцветии достигает 20, а их диаметр — 12 см.

Отмирание репродуктивной части побега в конце сезона вегетации происходит так же, как у побегов предыдущих порядков.

По сравнению с предыдущим годом увеличиваются размеры листьев, возрастает диаметр замещающих клубнелуковиц при сохранении прежней высоты, вследствие чего форма их становится все более уплощенной.

Число и размеры деток по сравнению с предыдущим годом увеличиваются, что обусловливает интенсификацию вегетативного размножения. Число питающих корней возрастает до 42. Число контрактильных корней остается таким же, как и в предыдущем году. Благодаря их деятельности основание побегов втягивается на глубину 8—10 см.

Пятый год жизни (старые репродуктивные растения). Побеги 4-го порядка имеют такую же структуру, как и побеги 2—3-го порядков, но у большинства растений наблюдается уменьшение размеров надземных органов, длины и диаметра стебля репродуктивной части побегов, размеров листьев, числа и размеров цветков. Клубнелуковицы все еще крупные. Форма некоторых клубнелуковиц на поперечном срезе овальная (в первые 4 года она была округлой) вследствие того, что они сильнее растут там, где образуются пазушные почки.

Фаза начала цветения наступает или раньше, чем в предыдущем году (в середине июля), или в те же сроки (конец июля—начало августа). Выявляются растения, не достигающие фазы цветения. Характерным для них является развитие четырех—пяти побегов, но очень слабых, в отличие от двух побегов у растений 3—4-го года жизни.

Число деток уменьшается в 3—4 раза. Сокращается вдвое число питающих и контрактильных корней (глубина втягивания побегов уменьшается до 6 см).

Шестой год жизни (сенильные растения). Развиваются побеги 5-го порядка, структура которых такая же, как у побегов 2—4-го порядков. Но начавшееся в предыдущем году уменьшение размеров побега продолжается. Клубнелуковицы этого года меньше прошлогодних и еще более плоские. Уменьшается число деток, возрастает число мелких и не вызревших.

Фаза начала цветения отодвигается на вторую половину августа, т. е. наступает на 20—30 дней позже, чем в предыдущем году. Период вступления растений в фазу цветения растягивается до конца сентября. Возрастает число растений, не достигающих этой фазы. Появляются особи с одним побегом возобновления. Впервые у некоторых растений развитие соцветия, заложенного в обычные сроки, останавливается на ранних этапах развития. Оно или остается внутри влагалища ассимилирующего листа, или слегка высовывается из него и обычно увядает. При апробации этих растений в отделе защиты Главного ботанического сада АН СССР заболевания у них не обнаружены. Это позволяет сделать вывод, что морфологические изменения, появляющиеся на 5-й и развивающиеся на 6-й год, связаны с вступлением растений в сенильный период.

Число корней обоих типов уменьшается, в связи с чем не проявляется геофилия.

Седьмой и восьмой годы жизни (сенильные растения). На седьмой год жизни развиваются побеги 6-го порядка, на восьмой — 7-го. Они сохраняют структуру, характерную для побегов 2—5-го порядков. Фаза начала роста растений после посадки начинается на 7—12 дней позже, чем в прошлые годы, растягивается на месяц и, что особенно характерно, растения вступают в нее недружно. Среди высаженных весной здоровых жизнеспособных клубнелуковиц обнаруживаются непроросшие. Анализ таких клубнелуковиц показал, что одни из них сгнивают в почве, у других не развиваются питающие корни, вследствии чего жизнеспособные почки возобновления замирают, едва тронувшись в рост.

Размеры побегов резко уменьшаются (рис. 7). Значительно возрастает число растений, у которых развивается только 1 побег возобновления вместо 2. Увеличивается число растений с отмирающим зачатком соцветия и «израстающих» растений — с несколькими ослабленными нежизнеспособными побегами. Уменьшается число деток, т. е. ослабевает вегетативное размножение. Фаза начала цветения смещается на конец августа—начало сентября. Уменьшаются число и размеры цветков в соцветии.

Число корней обоих типов остается таким же, как в предыдущие годы. Геофилия не выражена. При уборке клубнелуковицы многих растений были мягкими, дряблыми. По-видимому, они полностью утрачивают жизнеспособность.



Рис. 7. Слабо развитое семилетнее растение *Gladiolus×hybridus* hort.

Таким образом, у большинства растений на 5-й год жизни появляются, а в последующие годы усиливаются признаки, ведущие к потере растением хозяйственной годности — к вырождению; уменьшается мощность особей — размеры листьев, длина и диаметр стебля репродуктивной части побегов, длина соцветия, число и размеры цветков в соцветии, размеры клубнелуковиц, число побегов возобновления, размеры и число деток. На 7-й и 8-й годы жизни уменьшается способность клубнелуковиц к прорастанию; фаза начала цветения наступает позже.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях средней полосы СССР сеянцы шпажника гибридного *Gladiolus*×*hybridus* hort. зацветают на 2-й год жизни. Возобновление растений на 2-м году жизни моноподиальное.

Для шпажника гибридного характерна ежегодная смена клубнелуковиц. Главный побег развивается по дициклическому типу; у подавляющего большинства растений до соцветия развивается 18 листьев. Вегетативная часть главного побега состоит из двух годичных побегов, т. е. из двух клубнелуковиц, которые формируются последовательно в 1-й и 2-й годы жизни. Репродуктивная часть главного побега образована 2 метамерами до соцветия.

Продолжительность жизни разных частей главного побега неодинакова. У репродуктивной части она ограничена одним сезоном вегетации, вегетативная часть живет 2 года 8 месяцев.

Возобновление растений, начиная с 3-го года жизни (после первого цветения), симподиальное. У репродуктивных особей почки возобновления, из которых развиваются боковые побеги 2—7-го порядков, закладываются в пазухах 2 верхних срединных листьев клубнелуковицы в год, предшествующий развитию побега. В почке сформирована лишь часть вегетативной сферы побега будущего года. Емкость почек во все годы остается более или менее постоянной (4—5 листьев). У репродуктивных особей ежегодно в рост трогаются 2 почки возобновления, поэтому для них характерны ветвление и вегетативное размножение.

Емкость почек в пазухах других срединных листьев клубнелуковицы уменьшается в базипетальном направлении. Наличие этих почек свидетельствует о потенциальной способности растений к еще более энергичному и усиленному вегетативному размножению, которая реализуется у некоторых молодых и средневозрастных генеративных растений (3-й и 4-й годы жизни) при развитии 3 побегов возобновления вместо двух. У многих сенильных растений, наоборот, вегетативное размножение клубнелуковицами не происходит, так как в рост трогается только одна почка возобновления. Монокарпические побеги 2—7-го порядков — моноциклические, на них до соцветия образуется 13—15 листьев.

Вегетативная часть боковых побегов всех порядков представлена одной клубнелуковицей. Структура этих побегов одинакова — они образованы 8—10 метамерами.

В ходе большого жизненного цикла у ежегодно сменяющих друг друга клубнелуковиц со 2-го года жизни изменяются форма и размеры. У молодых и старых репродуктивных растений дочерняя клубнелуковица крупнее материнской, у сенильных — молодая клубнелуковица меньше более старой.

Для репродуктивной части боковых побегов всех порядков характерна стабильность структуры. Обычно они имеют 4 метамера (до соцветия). Размеры репродуктивной части меняются по одновершинной кривой.

Вегетативная и репродуктивная части боковых побегов имеют различную продолжительность жизни. У репродуктивной части побега она ограничена одним периодом вегетации, вегететивная часть живет примерно 1 год 4 месяца.

Таким образом, в большом жизненном цикле шпажника гибридного наблюдается стабильность структуры особей во всех возрастных состоя-

ниях, начиная с молодого генеративного. Наши данные о постоянстве структуры побегов разных порядков у шпажника гибридного совпадают со сведениями о структуре побегов в большом жизненном цикле луковичного эфемероида подснежника Воронова и двух видов шафрана (клубнелуковичные эфемероиды), приведенными Н. И. Шориной и Е. А. Просвириной (1971) и Н. И. Шориной (1974), и с данными Н. К. Скворцовой (устное сообщение) об онтогенезе клубневого растения цикламена.

Все эти растения принципиально отличаются от стержне- и кистекорневых растений, у которых число метамеров вегетативной части закономерно уменьшается с увеличением порядка побега (Игнатьева, 1962, 1964, 1967, 1971; Левченко, 1973; Судакова, 1973; Лавриченко, 1975).

У шпажника гибридного формируются специализированные органы вегетативного размножения — детки. Детка — это небольшая боковая клубнелуковица, образующаяся обычно на легко обламывающемся столоне.

Вегетативное размножение с помощью деток наступает раньше, чем цветение, и происходит в течение всей жизни растения. При этом максимум вегетативного размножения совпадает с пиком «репродуктивности» растения.

Корневая система у растений 1-го года жизни — смешанного типа, в последующие годы она представлена только придаточными корнями. Последние дифференцированы на питающие и контрактильные. Все питающие корни развиваются по окружности на самом нижнем разросшемся междоузлии между верхним низовым и нижним срединным листьями клубнелуковицы прошлого года. Закладываются они в разное время: осенью, зимой (во время хранения клубнелуковиц) и весной в начале активной вегетации. Образование и рост их заканчиваются в середине лета (конец июня—середине июля).

Контрактильные корни формируются на 2—3 первых укороченных базальных междоузлиях молодых клубнелуковиц в год образования последних. Эти корни наряду с функцией втягивания выполняют также и функцию всасывания. Образование их происходит в течение всего сезона вегетации. Продолжительность жизнедеятельности корней обоих типов — один сезон вегетации. Число и размеры питающих и контрактильных корней изменяются в ходе онтогенеза растений по одновершинной кривой.

Интенсивность втягивания находится в прямой зависимости от мощности развития растений.

В течение первых четырех лет происходит усиление втягивания побегов в почву. На 5—6-й годы жизни глубина втягивания ослабевает, а на 7—8-м годах геофилия не выражена и побеги остаются на глубине посадки.

У шпажника гибридного, выращенного из семян, в культуре на 4-й год жизни формируются наиболее крупные особи, достигающие максимальной мощности (они развиваются из побегов 3-го порядка). У них максимальные размеры листьев и клубнелуковиц, длина и диаметр стебля репродуктивной части побега, длина соцветия, число и размеры цветков. Им свойственна также интенсификация ветвления и вегетативного размножения: у растений этого возраста часто развиваются не два, а три побега возобновления и формируется максимальное число крупных деток. В последующие годы начинается и усиливается вырождение, проявляющееся в ослаблении мощности растений, их «израстании», ослаблении вегетативного размножения; это явление носит онтогенетический характер и связано с вышеописанными возрастными изменениями побегов и корней.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева Н. И. (1971). Морфогенез вегетативных органов шпажника гибридного (*Gladiolus hybridus* hort.) в первый год жизни. Бюлл. Гл. Бот. сада АН СССР, 79. — Артюшенко З. Т. (1970). Амариллисовые СССР. — Ахвердов А. А. (1956). Биология некоторых декоративных геофитов флоры Армении. Бюлл. Бот. сада АН Арм. ССР, 15. — Баранова М. В. (1971). Морфогенез луковиц лилии.

Бот. ж., 56, 11. — Бочанцева З. П. (1962). Тюльпаны (морфология, цитология и биология). — Вакуленко В. В. (1952). Гладиолусы. — Громов А. Н. (1965). Гладиолусы. — Игнатьева И. П. (1962). Некоторые особенности онтогенеза *Gaillardia grandiflora* hort. Бот. ж., 47, 9. — Игнатьева И. П. (1964). Методика изучения морфогенеза вегетативных органов травянистых поликарпиков. Докл. ТСХА, 98. — Игнатьева И. П. (1965). Образование побегов и вторичное цветение у стрежнекорневых травянистых и кистекорневых поликарпиков. Бот. ж., 50, 1. — Игнатьева И. П. (1967). Жизненный цикл и причины «вырождения» шток-розы розовой. Докл. ТСХА, 131. — Игнатьева И. П. (1971). Жизненный цикл и причины «вырождения» нивяника обыкновенного крупноцветкового. В сб.: Озеленение городов. Научн. труды Акад. коммун. хоз., 82. — Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. — Капинос Г. Е. (1963). Биологические закономерности развития луковичных и клубнелуковичных растений на Апшероне. — Лавриченко Е. В. (1975). Морфогенез вегетативных органов и причины вырождения георгины (*Dahlia cultorum* Thorsr.). Бот. ж., 60, 3. — Левченко М. Ф. (1973). Морфогенез вегетативных органов некоторых представителей порядка *Rhoeadales* Engl. (макоцветные) в условиях культуры. Автореф. канд. дисс. М. — Непорожный Г. Д. (1950). Гладиолусы. — Полетико О. М., А. П. Мишенкова (1967). Декоративные травянистые растения открытого грунта. — Седова Е. А. (1967). Морфофизиологические особенности жизненного цикла гладиолуса (*Gladiolus hybridus* hort.) в условиях различных световых режимов. Автореф. канд. дисс. М. — Серебрякова Т. И. (1971). Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. — Скрипчинский В. В., Вл. В. Скрипчинский. (1965). Годичные циклы морфогенеза некоторых видов лилиейных Ставрополья и их значение для теории онтогенеза. Бюлл. МОИП, отд. биол., 70, 1. — Смирнова О. В. (1967). Жизненный цикл сибирской пролески (*Scilla sibirica* Andr.). Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 45, 9. — Судакова Е. А. (1973). Онтогенетический морфогенез некоторых представителей рода *Campanula* L. в условиях культуры и причины их «вырождения». Автореф. канд. дисс. М. — Сысина Н. А. (1953). Морфогенез гладиолуса. Автореф. канд. дисс. М. — Шорина Н. И. (1967). Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья. В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. — Шорина Н. И. (1974). Возрастные биоморфологические признаки особей шафранов в ценопопуляциях высокогорий Западного Закавказья. В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М. — Шорина Н. И., Е. А. Просвирина (1971). Особенности большого жизненного цикла подснежника Воронова (*Galanthus woronowii* Los.) в лесах Западного Закавказья. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 88, 4. — Irmisch Th. (1850). Morphologie der monokotylischen Knollen und Zweibelgewächse. — Irmisch Th. (1856). Mophologische Beobachtungen an einigen Gewächsen aus den natürlichen Familien der Melanthaceen, Irideen und Aroideen. Abhande d. Naturwiss Vereins f. Sachsen. u. Thüringen in Halle, 1. — Kirchner O., E. Loew, C. Schröter. (1934). Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, 1, 3. — Miessner (1968). Zierpflanzen. — Troll W. (1937). Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, I. — Velenowsky J. (1907). Vergleichende Morphologie der Pflanzen, II.

Московская
сельскохозяйственная академия
им. К. А. Тимирязева

Получено 18 VI 1976.

УДК 577.95 : 582.381.2

В. В. Плотников

ОНТОГЕНЕЗ СПОРОФИТА *LYCOPODIUM ANNOTINUM* L. (*LYCOPODIACEAE*) И СТРУКТУРА ЕГО ПОПУЛЯЦИЙ

V. V. PLOTNIKOV. ONTOGENESIS OF THE SPOROPHYTE OF *LYCOPODIUM ANNOTINUM* L. (*LYCOPODIACEAE*) AND THE STRUCTURE OF ITS POPULATION

Для *Lycopodium annotinum* L. дается количественная характеристика роста и ветвления телома, образования корней и спороношения, а также описаны структура, продуктивность и динамика одной его популяции в условиях Южного Урала. Представляется перспективной возможность экстраполяции подобных сведений на структуру барагванатиевых зарослей.

При исследовании структуры фитоценозов нами предпринят анализ строения и развития группировок *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., *Diphazium complanatum* (L.) Rothm., *Lycopodium annotinum* L.

и *L. clavatum* L. Результаты, касающиеся *Lycopodium annotinum* (плауна годичного), и являются предметом настоящего сообщения.

Наряду с *Lycopodium clavatum* плаун годичный является наиболее распространенным на территории СССР видом порядка *Lycopodiales* (Флора европейской части СССР, 1974). Биологии *L. annotinum* в сравнении с *Huperzia selago* посвящена статья Е. А. Селивановой-Городковой (1968).

Материал к характеристике *L. annotinum* собран нами в 1974 г. на территории, которая при лесорастительном районировании Челябинской области (Колесников, 1961) отнесена к Катав-Златоустовскому округу Южно-Уральской провинции горных южнотаежных и смешанных лесов и к Вишневогорско-Ильменскому округу Восточно-Уральской провинции предгорных березово-сосновых лесов. Отдельные образцы спорофита *L. annotinum* взяты также в районе Припышминских боров в Свердловской области.

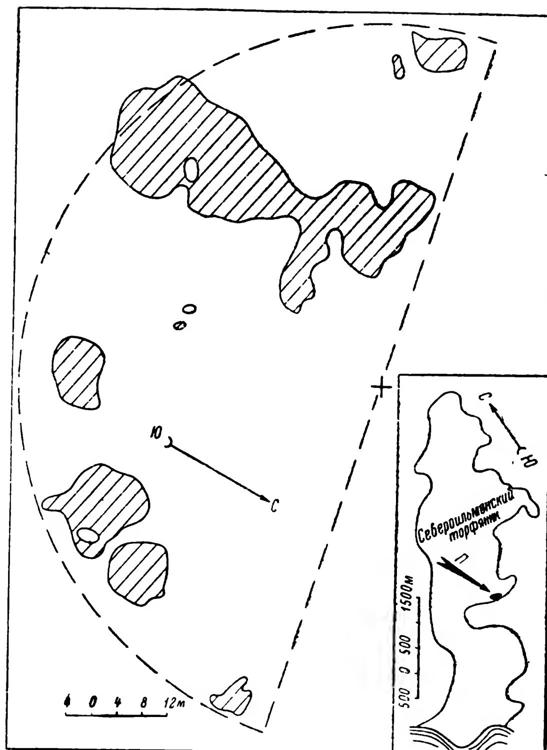


Схема распределения популяции *Lycopodium annotinum* L. на территории Ильменского заповедника (Челябинская область).

П — исследованная популяция.

Основным объектом исследования стала изолированная популяция *Lycopodium annotinum*, обнаруженная на территории Ильменского государственного заповедника. Она расположена в юго-восточной части северо-ильменского торфяника, некогда представлявшего собой мелководный залив озера Ильменского. В период Отечественной войны 1941—1945 гг. территория этого торфяника была осушена и запасы торфа эксплуатировались. Только после осушения торфяника стало возможным бурное развитие древесной растительности и поселение на нем плауна. В настоящее время территория торфяника покрыта 30-летним сосново-березовым лесом. Таким образом, возраст рассматриваемой популяции плауна примерно равен 30 годам. В смежных, плакорных экотопах *L. annotinum* отсутствует.

Популяция *L. annotinum* представлена несколькими изолированными группировками плауна — колониями. Эти колонии общей площадью 985 м^2 распределены на территории около 5300 м^2 (см. рисунок). Ближайшие единичные экземпляры спорофита *L. annotinum* отмечены на этом же торфянике на расстоянии сотен метров к северу и западу от рассматриваемой популяции.

Спорофит *L. annotinum* имеет надземный стелющийся «главный» стебель. Этот стебель ветвится дихотомически, образуя плагиотропные и ортотропные ветви. Границы приростов разных лет на ветвях выделяются розетками филлоидов и хорошо заметными рубцами. На плагиотропных побегах ежегодно образуются 1—4 придаточных корня. В образовании придаточных корней у *L. annotinum* наблюдается определенная закономерность. Так, в 120 из 137 рассмотренных случаев первый придаточный корень текущего года закладывался на расстоянии 0.3—0.5 см от начала

прироста этого года, т. е. в самые первые дни данного вегетационного периода.

В ильменской популяции *L. annotinum* нам удалось отыскать экземпляр спорофита, заведомо образовавшийся из споры. Он произрастал одиночно, имел «главный» корень и резко отличался по характеру роста от растений, образовавшихся вегетативным путем (табл. 1 и 2).

На 6-летних ортотропных ветвях растения вегетативного происхождения в 1974 г. образовалось 10 стробилов, т. е. оно вступило в фазу спороношения. Сопоставление данных табл. 1 и 2 достаточно наглядно показывает различия между возрастными формами спорофита *L. annotinum* по темпам роста, ветвления и образования придаточных корней.

Исходя из имеющихся данных, онтогенез спорофита *L. annotinum* в условиях Южного Урала можно представить так. После прорастания споры молодой спорофит в течение первых 10—15 лет растет очень медленно, со средней скоростью 1.5—2.5 см в год по «главному» стеблю. Во второй половине этого периода постепенно усиливается ветвление, плагиотропные ветви укореняются и в течение последующих 4—5 лет растут со средней скоростью 10—15 см в год, почти ежегодно образуя новые придаточные корни. К 15—20 годам скорость их роста достигает 20—25 см в год, они продолжают ветвиться. На концах 6—7-летних вертикальных ветвей, высотой до 20 см, появляются первые стробилы. Таким образом, если период от образования споры до прорастания зародыша для *L. clavatum* исчисляется 12—20 годами (Жуковский, 1964), то период «от споры до споры» примерно равен 35—40 годам. Ветви, на которых в текущем году образуются стробилы, в дальнейшем прекращают рост и отмирают. Плагиотропные ветви продолжают расти и ветвиться, на них закладываются новые придаточные корни. Эти ветви постепенно отмирают в базальной части и разъединяются. На вертикальных веточках, достигающих 6—7 лет, образуются новые стробилы. Таким образом, экземпляр спорофита *L. annotinum*, бурно разрастаясь, как бы «растекается» от центра к периферии по площади, образуя слой до 20 см толщиной, — в первые 10—15 лет со скоростью 1.5—2.5 см в год, в последующие 5 лет — 10—15 см и затем — 20—25 см в год, давая начало множеству новых вегетативных спорофитов.

В ильменской популяции *L. annotinum* нами был проведен выборочный подсчет числа вертикальных побегов на площадках размером по 1 дм^2. Средняя плотность их определена в 52 ± 2 экз./дм^2, причем каждый 11-й являлся спороносным. Исходя из общей площади колоний, можно рассчитать, что в ильменской популяции плауна насчитывается около 5 млн вертикальных побегов (на площади 985 м^2). Далее расчет по модельным экземплярам плауна показывает, что на каждый вертикальный боковой побег приходится в среднем участок плагиотропного стебля длиной 0.85 см. Таким образом, для популяции в целом общую протяженность плагиотропных стеблей можно ориентировочно определить в 42.5 км. На основе данных табл. 2 можно рассчитать, что на 1 м плагиотропных побегов приходится около 5.5 м ортотропных. Следовательно, общая протяженность последних в ильменской популяции плауна составляет 234 км. Поскольку на 1 м плагиотропных стеблей в среднем приходится 8 придаточных корней, общую численность их можно определить в 340 тыс. экз., что составляет около 350 корней на 1 м^2 площади колонии.

По нашим расчетам, в одном стробиле *L. annotinum* содержится до 0.4 млн спор. Средняя плотность спороносных побегов в данной популяции составляет 4.7 экз./дм^2, поэтому общий годовой урожай спор достигает примерно 18 млрд спор.

Сопоставляя возраст исследуемой популяции со скоростью роста спорофита *L. annotinum*, можно предположить, что она начала формироваться в нескольких пунктах, приблизительно соответствующих центрам выделенных колоний (см. рисунок).

Плотность рассматриваемой популяции в границах колоний представляется предельной. Местами мощность слоя усохших и слаборазложив-

ТАБЛИЦА 1

Ход роста спорофита *Lycopodium annotinum*, образовавшегося из споры

Год образования ортотропной ветви	Приросты побегов по годам						
	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974
Плагиотропная ветвь*							
	0.8/1	1.6/—	2.2/1	1.0/—	2.0/—	1.7/—	2.0/—
Ортотропные ветви**							
1968	—	—	—	—	—	—	—
1969	—	—	—	—	—	—	—
1970	—	—	0.6/2	0.8/1	—	—	—
1971	—	—	—	0.2/1	0.8/1	—	—
1972	—	—	—	—	0.2/1	1.2/1	1.0/3
1973	—	—	—	—	—	0.7/1	1.2/2
1974	—	—	—	—	—	—	0.5/3

* Знаменатель дроби — число корней.
** Числитель дроби — средний прирост на одну ветвь (в см), знаменатель — число ветвей.

ТАБЛИЦА 2

Ход роста спорофита *Lycopodium annotinum* вегетативного происхождения

Год образования ортотропной ветви	Приросты побегов по годам						
	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974
«Главная» плагиотропная ветвь *							
	24.0/1	20.2/1	22.4/4	25.3/1	25.0/1	20.8/1	24.7/1
Боковые плагиотропные ветви							
Ветвь 1							
	—	—	2.5/—	10.2/1	10.6/—	8.8/1	24.7/1
Ветвь 2							
	—	—	1.0/—	11.9/—	14.0/—	7.4/—	18.8/—
Ортотропные ветви **							
1968	2.4/12	3.2/23	3.6/31	3.2/31	3.1/29	1.6/22	2.6/11
1969	—	0.8/5	2.3/10	3.3/13	3.5/14	1.6/14	3.1/8
1970	—	—	1.1/7	3.4/21	3.0/50	2.0/62	2.5/89

* Знаменатель дроби — число корней.
** Числитель дроби — средний прирост на одну ветвь (в см), знаменатель — число ветвей.

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Год образования ортотропной ветви	Приросты побегов по годам						
	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974
1971	—	—	—	$\frac{1.1}{8}$	$\frac{2.6}{18}$	$\frac{1.6}{20}$	$\frac{2.0}{18}$
1972	—	—	—	—	$\frac{1.4}{9}$	$\frac{1.9}{13}$	$\frac{2.4}{19}$
1973	—	—	—	—	—	$\frac{1.1}{7}$	$\frac{2.4}{17}$
1974	—	—	—	—	—	—	$\frac{1.9}{9}$

шихся ветвей плауна достигает 10 см. В таких условиях невозможно развитие не только других травянистых видов, но и спорофита плауна. В этом случае в структуре колоний образуются мертвопокровные «окна» диаметром 0.5—1.0 м, постепенно сливающиеся друг с другом. Таким образом, в структуре и динамике такой популяции заложены предпосылки для ее постепенного отмирания, что зависит от скорости нарастания фитомассы, а также от размеров и конфигурации пространства, доступного для освоения плауном. Жизнеспособность вида, на наш взгляд, обеспечивается высокой подвижностью популяций, наличием пригодного для жизни субстрата и «агрессивностью» особей при освоении новых мест произрастания.

Некоторые особенности онтогенеза спорофита *L. annotinum* и структуры его популяций, вероятно, можно экстраполировать на ископаемые барагванатиевые заросли с целью их приближенной количественной характеристики. Однако подобная реконструкция более уместна на фоне сравнительного изучения нескольких (например перечисленных в начале данного сообщения) видов плауна, что и является нашей ближайшей задачей. Разделяя убеждение И. Я. Гурвича (1960) в научной перспективности количественного анализа палеоботанических объектов, можно думать, что это относится и к исследованию фрагментов современных фитоценозов, сложенных наиболее примитивными формами высших растений.

ЛИТЕРАТУРА

Гурвич И. Я. (1960). О геологической роли леса (к истории лесов Земли). Бюлл. МОИП, отд. биол., LXV, 5. — Жуковский П. М. (1964). Ботаника. 4-е изд. — Колесников Б. П. (1961). Лесорастительные условия и лесохозяйственное районирование Челябинской области. Тр. Инст. биол. УФАН СССР, 26. — Селиванова-Городкова Е. А. (1968). Баранец — *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., наименование, морфология, биология и сравнение с плаунами. Тр. Ленингр. хим.-фарм. инст., 26, 5, Вопросы фармакогнозии. — Флора европейской части СССР (1974). 1.

Институт экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР, Свердловск.

Получено 21 IV 1975.

УДК 581.9 (575.4)

В. П. Бочанцев, О. В. Чернева

НОВИНКИ БАДХЫЗСКОЙ ФЛОРЫ

V. P. BOTSCHANTZEV, O. V. TSCHERNEVA. NEW RECORDS OF THE BADGHYS FLORA

Во время работы экспедиции Ботанического института АН СССР в 1976 г. в Бадхызском государственном заповеднике Туркменской ССР была собрана интересная коллекция растений. Среди них оказалось несколько новых видов и видов, впервые обнаруженных на территории СССР и Средней Азии. О некоторых из этих растений сообщается ниже.

1. ***Alyssum stapfii*** **Vierh.** 1914, Verh. Zool.-Bot. Gesell. Wien, 64: 260, Taf. 7, Fig. 1; Rech. f. 1968, Fl. Iranica, 57 : 161. — *A. buschianum* Grossh. 1929, Журн. Русск. бот. общ. 14, 3 : 307, рис. 4. — *A. minus* auct. non Rothm.: Аветисян, 1966, Фл. Армении, 5 : 200, p. p.

A. stapfii Vierh. прекрасно отличается от *A. parviflorum* Bieb. (=*A. minus* (Nath.) Rothm.=*A. campestre* auct. non L.) ширококопирамидальной формой растения и примерно одинаковой длиной лучей у звездчатых волосков на стручочках. До сих пор он был известен из Ирана, Афганистана и Закавказья. В Бадхызе же собран только недавно. Приводим известные к настоящему времени местонахождения этого нового для флоры Средней Азии вида.

Туркмения. Бадхыз: каменистые склоны к В от родника Акарчешме, фисташники, 25 IV 1964, № 201, В. Бочанцев и др.; окр. кордона Акарчешме, мелкозем.-каменист. склоны, 20 IV 1976, № 86, В. Бочанцев; окр. кордона Акарчешме, мелкозем.-щебнист. склоны холмов по дороге к кордону Кепеля, 26 IV 1976, № 283[а], В. Бочанцев; между кордонами Кепеля и Акарчешме, крутые песчано-щебнист. склоны сая, 4 V 1976, № 481[а], В. Бочанцев; окр. кордона Пенханчешме, выходы гипсоносных глин к З от кордона, 14 V 1976, № 765, В. Бочанцев (LE).

2. ***Cousinia arctotidifolia*** **Bunge,** 1865, Mém. Acad. Sci. Pétersb. Sci. Phys.-Math. 7 sér. 9, 2 : 42; Rech. f. 1972, Fl. Iranica, 90 : 181. — *C. arctotidifolia* Bunge var. Aitch. 1888, Trans. Linn. Soc. 3 : 78. — *C. praetermissa* Bornm. 1941, Mitt. Thür. Bot. Ver. N. F. 47 : 127. — *C. arctotidifolia* Bunge var. *gracilescens* Bornm. et Rech. f. 1944—1947, Ann. Nat. Mus. Wien, 55 : 274. — *C. arctotidifolia* Bunge var. *taraxacifolia* Bornm. et Gauba, 1944—1947, Ann. Nat. Mus. Wien, 55 : 274.

Этот вид относится к секции *Leiocaules* Bunge и очень близок к *C. antonovii* C. Winkl., но отличается от него более узкими и не такими кожистыми листьями, более крупными корзинками (12—15 мм шир., а не 10—12 мм шир., без остроконечий листочков обертки) и шероховатыми (а не гладкими) щетинками цветоложа. Растет в Иране (Хорасан). На территории СССР собран впервые.

Туркмения. Бадхыз: горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, красные песчаники, 16 V 1976, № 836, В. Бочанцев; безымянное ущелье к Ю от ущелья Нардаванлы, серые и красные песчаники, 17 V 1976, № 945, В. Бочанцев (LE).

3. ***Euphorbia densa*** **Schrenk ssp.** ***badghysi*** **Botsch. ssp. nov.** Ab *E. densa* Schrenk foliis subtus rubescentibus et caruncula minutissima (0.1—0.15 mm lata) differt. Ab ***E. densiusculiformi*** (Pazij) Botsch. comb. nov. (=*Galarhoeus densiusculiformis* Pazij, 1948, Бот. матер. (Ташкент) 11 : 26. = *Tithymalus densiusculiformis* (Pazij) Pazij, 1959, Фл. Узбекистана, 4 : 119) foliis subtus rubescentibus et seminibus irregulariter tuberculatis caruncula minutissima praeditis differt.

Typus: Turcomania. Badghys. Inter castella Kepelj et Akarczeschme, ad declivia arenoso-schistosa ardua, 4 V 1976, fl. et fr. № 470, V. Botschantzev (LE).

От *E. densa* Schrenk отличается красноватой нижней поверхностью листьев и очень маленьким (0.1—0.15 мм ширины) придатком семян. От *E. densiusculiformis* (Pazij) Botsch. отличается красноватой нижней поверхностью листьев и неправильно мелкобугорчатыми с очень маленьким придатком семенами.

Тип: Туркмения. Бадхыз: между кордонами Кепеля и Акарчешме, крутые песчано-щебнистые склоны, 4 V 1976, цв. и пл. № 470, В. Бочанцев (LE).

4. ***Fumaria asepala*** **Boiss.** 1867. Fl. Orientalis, 1 : 135; Гроссг. 1950, Фл. Кавказа, 2 изд. 4 : 108; Wendelbo, 1974, in Rech. f. Fl. Iranica, 110 : 29.

F. asepala Boiss. прекрасно отличается от *F. parviflora* Lam. очень маленькими чашелистиками, а также белыми, но зелеными в средней части спинки и обычно фиолетовыми по верхнему краю лепестками.

До сих пор этот описанный из Передней Азии вид приводился для соседних с Туркменией территорий Ирана и Афганистана, а в СССР он был известен только с Кавказа. Однако оказалось, что он довольно обычен в Бадхызе.

Туркмения. Бадхыз: сай Кызылджар, выходы гипсоносных глин, 7 V 1976, № 583, В. Бочанцев; окр. кордона Кепеля, сай к С от кордона, выходы гипсоносных глин, 13 V 1976, № 741, В. Бочанцев; окр. кордона Кепеля, песчано-щебнист. склоны сая к З от кордона, 5 V 1976, № 516, В. Бочанцев; между кордонами Кепеля и Акарчешме, крутые песчано-щебнист. склоны сая, 4 V 1976, № 460, В. Бочанцев; окр. кордона Акарчешме, осыпи, 11 V 1976, № 687, В. Бочанцев; горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, красные песчаники, 16 V 1976, № 853, В. Бочанцев; горы Гязгядык, безымянное ущелье к Ю от ущелья Нардаванлы, серые и красные песчаники, 17 V 1976, № 924[а], В. Бочанцев (LE).

Удалось установить, что *F. asepala* Boiss. изредка встречается и в других районах Туркмении от Красноводска до Ашхабада, а также на Западном Памире.

5. ***Galium ceratopodum*** **Boiss.** 1843, Diagn. plant. nov. ser. 1, 3 : 45; ejusd. 1875, Fl. Orientalis, 3 : 68; Побед. 1963, Бот. матер. 22 : 218.

Вид, близкий *G. tricornutum* Dandy (=*G. tricorne* With.), но хорошо от него отличающийся значительно более мелкими плодами. *G. ceratopodum* Boiss. широко распространен от Аравии до Афганистана. В СССР изредка встречается в Таджикистане и Туркмении.

Туркмения. Бадхыз: горы Гязгядык, безымянное ущелье к Ю от ущелья Нардаванлы, серые и красные песчаники, 17 V 1976, № 916, В. Бочанцев (LE).

6. ***Matthiola afghanica*** **Rech. f. et. Köie,** 1954, Anz. Math.-Nat. Kl. Österr. Akad. Wiss. 7 : 5; ejusd. 1959, Symb. Afghanicae, 4 : 38, fig. 15; Rech. f. 1968, Fl. Iranica, 57 : 235.

M. afghanica Rech. f. et Köie отличается от *M. farinosa* Bunge сильно рассеченными листьями. Она была известна из Афганистана и Ирана, а теперь обнаружена в СССР, в Бадхызе.

Туркмения. Бадхыз: горы Гязгядык, ущелье Нардаванлы, мелкозем.-каменист. склоны, 9 V 1976, № 627, В. Бочанцев; ущелье Нардаванлы, красные песчаники, 16 V 1976, № 844, В. Бочанцев; безымянное ущелье к Ю от ущелья Нардаванлы, серые и красные песчаники, 17 V 1976, № 939, В. Бочанцев (LE).

7. ***Trigonella incisa*** **Royle,** 1835, Illustr. 1, 6 : 197; Boiss. 1872, Fl. Orientalis, 2 : 76; Šir. 1931, Gen. Trigon. 4 : 11; Васильч. 1953, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, 10 : 225; Rech. f. et Köie, 1958, Symb. Afghanicae, 3 : 14; Kitamura, 1960, Fl. Afghanistan : 243. — *T. brahuica* Boiss. 1872, Fl. Orientalis, 2 : 73.

T. incisa Royle отличается от обычной в Бадхызе *T. nöeana* Boiss. длинными ножками кистей. До сих пор этот вид приводился для Индии, Пакистана и Афганистана. В СССР найден впервые.

Туркмения. Бадхыз: окр. оз. Еройландуз, спуск с плато к озеру, закрепленные пески, 24 IV 1976, № 168, В. Бочанцев (LE).

8. ***Valerianella anodon*** **Lincz.** 1955, Бот. матер. (Ленинград) 17: 383.

V. anodon Lincz. в отличие от *V. oxyrrhyncha* Fisch. et Mey. не имеет длинного зубца на чашечке. Это очень редко встречающийся вид, известный до сих пор только из нескольких пунктов в Узбекистане и Таджикистане. Теперь он собран в Туркмении.

Туркмения. Бадхыз: окр. оз. Еройландуз, спуск с плато к озеру, закрепленные пески, 24 IV 1976, № 190, В. Бочанцев (LE).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 XI 1976

УДК 575.12 : 674.031.765.27 (575.4)

К. П. Попов

НОВАЯ НАХОДКА МЕЖВИДОВОГО ГИБРИДА ФИСТАШКИ *PISTACIACEAE* В ЮЖНОЙ ТУРКМЕНИИ

K. P. POPOV. A NEW FIND OF PISTACHE INTERSPECIFIC HYBRID (*PISTACIACEAE*) IN SOUTHERN TURKMENIA

Описан уникальный экземпляр спонтанного гибрида от вероятного скрещивания между фисташкой настоящей и кабульской (*Pistacia vera* L. × *P. cabulica* Stocks). Он обнаружен в фисташниках Бадхыза (Южная Туркмения) к востоку от г. Кушка у границы с Афганистаном. Находка позволяет предположить обитание кабульской фисташки в Северном Афганистане, а возможно, и на юге Туркмении в Бадхызе.

По многочисленным литературным источникам в Средней Азии обитает лишь один вид *Pistacia* — *P. vera* L. (фисташка настоящая). В Бадхызе (Южная Туркмения) это дерево произрастает в заповедной Пуль-и-Хатумской роще у границы с Ираном, а также восточнее г. Кушка вдоль границы с Афганистаном. Обширные массивы фисташников продолжаются далее к югу и по ту сторону границы. Этот регион — настоящее царство фисташки. Растительность и флору Бадхыза исследовали еще С. И. Коржинский (1896), В. И. Липский (1915) и И. А. Линчевский (1935); последний составил первый и пока единственный список флоры этого района. В работах названных, да и почти всех более поздних авторов фигурирует только один вид фисташки — *P. vera*. Однако В. П. Горбунова (1935) обнаружила в Кушкинской роще оригинальную форму фисташки, которую М. Г. Попов признал естественным гибридом между *P. vera* L. и *P. khinjuk* Stocks. Листья этого дерева походили на мелкие листья фисташки настоящей, но плоды имели чечевицеобразную форму. К тому же их число в 2—3 раза превосходило число костянок в кисти *P. vera*. Затем последовало краткое сообщение А. Карпова (1936) о находке в тех же Кушкинских фисташниках единичных древьев ханжак *P. khinjuk*. Он поставил перед собой задачу выявления всех деревьев фисташки туполистной *P. mutica* Fisch. et Mey. и ханжака. Однако, кроме ранее найденных особей, Карпов не обнаружил других. Вопреки мнению М. Г. Попова Линчевский (1949) счел более вероятным, что обнаруженные гибриды фисташки произошли от скрещивания *P. vera* L. с *P. cabulica* Stocks. Он отметил также, что *P. khinjuk* в СССР не встречается и что найденные Карповым деревья ханжака, вероятно, являются гибридами единого происхождения.

Очевидно, под влиянием вышеприведенных сообщений о находках гибридных особей фисташки И. А. Линчевский и К. В. Блиновский (1950)

предположили обитание в Бадхызе *P. cabulica* Stocks и *P. acuminata* Boiss. et Buchse. Но эти виды до сего времени здесь никто не находил. В течение последних сорока лет не было также никаких сообщений о находках в Кушкинских фисташниках гибридных особей *Pistacia*.

По данным зоологов (см. Попов, 1974), можно заключить, что в минувшие геологические эпохи на территории Средней Азии обитало не менее пяти видов фисташки. Возможно, что Карпов обнаружил единичные деревья двух из ныне вымерших в среднеазиатском регионе видов *Pistacia*. Однако уточнить данные о загадочных находках этого исследователя не удалось. В гербариях Ботанического института АН СССР, Всесоюзного института растениеводства и Института ботаники АН Туркменской ССР никаких материалов о находках Карпова и Горбуновой не оказалось.

С целью всестороннего изучения фисташников Бадхыза весной и летом 1974 г. мы совершили две экспедиции, во время которых маршрутными исследованиями была охвачена значительная территория Бадхызского заповедника и Кушкинского лесхоза. В августе 1975 г. состоялась третья экспедиция. И только на этот раз, после осмотра многих тысяч деревьев фисташки, на заключительном маршруте было найдено единственное дерево, резко отличающееся морфологически от *P. vera*. Еще не созревшие к концу августа костянки его были такие же, как плоды фисташки настоящей, но по листьям это дерево напоминало фисташку туполистную. Однако более узкие листочки имели характерный саблевидный изгиб (см. рисунок), вследствие чего дерево отличалось «кудрявой» кроной. Этим оно обратило на себя внимание еще издали. Это дерево находится в Кушкинской фисташковой роще на северо-восточном склоне главного сая (оврага) урочища Заваленного, где имеются обнажения голубоватых сеноманских глин. Местонахождение расположено на высоте около 800 м над ур. м.; ассоциация — эфемерово-осоково-мятликовый фисташник. Возраст дерева не более 80 лет, по виду оно здоровое, но плодоношение очень слабое. В кроне были найдены лишь единичные кисти с 1—3, редко с большим числом костянок. Вскрытие нескольких из них обнаружило партенокарпическую природу плодов. Костянки имели лишь зачатки семян и характеризовались невскрывшимися косточками с очень толстым, окостеневающим эндокарпом. Этими признаками они отличались от костянок типичных форм фисташки настоящей в Бадхызе. Приводим морфологическое описание гибрида.

Дерево высотою около 5 м, ширина кроны до 6 м, диаметр двух стволов на высоте груди 13 и 14 см, кора продольно-трещиноватая, буровато-серая. Листья 3—5—7-листочковые, черешки некрылатые; листочки ланцетные, клиновидные у основания и на верхушке, 7—11 см длины и 2—3 см ширины, с резко выступающей снизу центральной жилкой, нередко саблевидно изогнутые, слабо опушенные с обеих сторон короткими, отчасти железистыми волосками. Кисти относительно малоцветковые, ко времени плодоношения достигают 6—7 см длины и 7 см ширины, с редко-волосистыми осями, длина плодоножек до 5—7 мм. Костянки овально-округлые, заостренные на верхушке, сизовато-малиновые с оранжевым бочком и светлыми чечевичками, до 20 мм длины и 13 мм ширины, в кистях малочисленные (от 1—3 до 12 штук); косточка овальная, несколько бугристая, 13—17 мм длины, 8—10 мм ширины, толщина очень прочного эндокарпа неравномерная, от 0.3 до 1.2 мм. Семена оказались неразвитыми. По целому ряду признаков обнаруженная фисташка явственно отличается от гибридной формы, найденной В. П. Горбуновой в тех же Кушкинских фисташниках. К сожалению, отсутствие гербарного материала и подробного морфологического описания не позволяют уточнить ее происхождение.

Явно двойственная морфология, очень слабое плодоношение и наличие только партенокарпических плодов свидетельствуют о гибридном происхождении найденного нами дерева. Не возникли сомнения и в отношении одного из родителей автохтонного гибрида по материнской линии — это фисташка настоящая. Помимо морфологического сходства ее плодов с пло-



Гербарный экземпляр *Pistacia vera* L.×*P. cabulica* Stocks.

дами гибрида, только этот вид *Pistacia* обитает в Бадхызе. К тому же, как показали опыты Н. К. Арендт (Крым, Никитский ботанический сад), *P. vera* легко скрещивается с другими видами рода, в частности с *P. mutica*, сохраняя при этом в гибридном потомстве относительно крупные костянки (признак крупноплодности у гибридов доминирует). Сложнее был второй вопрос: какой вид фисташки стал опылителем и как могло произойти само опыление, если в местонахождении обнаруженного гибрида (да и во всей Кушкинской роще) другой вид этого рода до сего времени никем достоверно не обнаружен?

Камеральная обработка собранных гербарных материалов и ознакомление с основными литературными источниками по систематике представителей рода *Pistacia* (Линчевский, 1949; Zohary, 1952; Rechinger, 1969) привели нас к выводу, что наиболее вероятно происхождение описываемого гибрида в результате скрещивания фисташки настоящей с фисташкой кабульской. Это подтверждается морфологическим сходством листьев *P. cabulica* и гибрида. Правда, по Рехингеру (1969), неправомерно считающему *P. cabulica* подвидом *P. atlantica* Desf., листья у кабульской фисташки (5)—7—9-листочковые. Однако некоторое упрощение листьев, очевидно, произошло вследствие скрещивания с видом, обладающим наиболее простыми (в пределах рода) листьями. Именно у фисташки настоящей листья в типе 3—5-листочковые. Очень характерны ланцетная форма и клино-

видное основание удлиненных листочков как у кабульской фисташки, так и у гибрида, длина листочков которого превышает ширину в 3—4 раза. Между тем, по Зохари (Zohary, 1952), длина листочков у *P. khinjuk* (как и у *P. vera*) лишь немного превосходит их ширину. В связи с этим не представляется возможным предположить происхождение найденного гибрида в результате скрещивания *P. vera*×*P. khinjuk*.

Прямое родство обнаруженного гибрида с *P. cabulica* подтверждается также данными о распространении кабульской фисташки Она обитает в Афганистане, хотя все известные местонахождения этого вида расположены на юге страны и к востоку от Кабула (Линчевский, Прозоровский 1946; Rechinger, 1969) — по другую сторону горной системы Паропамиза, на его южных склонах. Трудно предположить, что возможен перенос ветрами жизнеспособной пыльцы фисташки через высокие хребты Паропамиза. Наличие гибридизации между *P. vera* и *P. cabulica* позволяет сделать более реальное допущение, что кабульская фисташка обитает не только на южных, но и на северных склонах Паропамиза в афганской части Бадхыза. Быть может, вид этот будет обнаружен в ущельях Бадхыза и на нашей территории. Наиболее вероятно, что рефугиумами кабульской фисташки здесь являются ущелья Инжирли (на стыке государственных границ СССР, Ирана и Афганистана), а также Пеленговали (восточная часть Бадхыза), где на крайнем юге Туркмении уцелело лишь несколько деревцев каркаса *Celtis caucasica* Willd. Вслед за Линчевским (1949) мы предполагаем, что Карпов (1936) принял аналогичные описанному нами гибриду деревья фисташки за *P. khinjuk*. Трудно сказать, находил ли он в Кушкинских фисташниках упоминавшиеся в его работе деревья фисташки туполистной? Можно лишь предположить, что Карпов встречал здесь особи фисташки с мелкими округлыми костянками. Очень возможно, что это и были редчайшие экземпляры *P. cabulica*. Ведь само существование в Бадхызе гибридогенных особей *P. vera*×*P. cabulica* — веское свидетельство в пользу этого предположения. Факт этот можно также рассматривать как доказательство былого распространения кабульской фисташки на юге Средней Азии. Допуская обитание здесь вышеописанного гибрида, Линчевский (1949) предполагал возможность его выделения в особый гибридогенный вид *P. popovii* Lincz. Однако чрезвычайно редкая встречаемость и, очевидно, полное отсутствие семенного возобновления гибридной фисташки исключают эту возможность.

ЛИТЕРАТУРА

Горбунова В. П. (1935). Фисташковое хозяйство Туркмении. В кн.: Проблемы Туркмении, 2. М.—Л. — Карпов А. (1936). Рапорт дирекции Всесоюзного Научно-исследовательского института сухих субтропиков. Бюлл. Всес. Н.-и, инст. сухих субтропиков, 12. — Коржинский С. И. (1896). Очерки растительности Туркестана. Зап. Имп. акад. наук, сер. VIII, 4. — Линчевский И. А. (1935). Растительность Бадхыза. Растит. ресурсы Туркм. ССР, 1. — Линчевский И. А. (1949). Сумаховые — *Anacardiaceae* Lindl. Флора СССР, XIV. — Линчевский И. А., К. В. Блиновский (1950). *Anacardiaceae* — сумаховые. Флора Туркмении, V. — Линчевский И. А., А. В. Прозоровский. (1946). Основные закономерности распределения растительности Афганистана. Сб. научн. работ БИН АН СССР, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отеч. войны. — Липский В. И. (1915). Ботанические исследования в Закаспийской области. Тр. Почв.-бот. экспедиции по исследованию колонизационных районов Азиатской России, 2. — Попов К. П. (1974). Представляют ли фисташники Средней Азии лесной тип растительности? Бот. ж., 59, 12. — Rechinger K. H. (1969). *Anacardiaceae*. Flora Iranica, 63/30, 4. Graz, Austria. — Zohary M. (1952). A monographical study of the genus *Pistacia*. Palest. J. bot., Jerusalem ser., V, 4.

Туркменская станция
Всесоюзного Института
растениеводства,
пос. Кара-Кала.

Получено 2 IX 1976.

УДК 581.9+581.5+581.524]582.693 (477)

Т. Л. Андриенко

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ И ЦЕНОЛОГИЯ *DROSERA INTERMEDIA* HAYNE *(DROSERACEAE)* НА УКРАИНЕ

T. L. ANDRIENKO. DISTRIBUTION, ECOLOGY AND COENOLOGY *DROSERA INTERMEDIA* HAYNE (*DROSERACEAE*) IN THE UCRAINE

Изучены распространение *Dresera intermedia* Hayne на Украине, ее экология и ценология. Вид встречается преимущественно в Западном Полесье УССР. Выделен район островного распространения вида в Украинском, Белорусском и Любельском (ПНР) Полесье. Это самый восточный из оторванных от его общего амфиатлантического ареала «островов». *D. intermedia* произрастает в УССР на обводненных мезотрофных болотах в осоково-сфагновых ценозах. Включена в список видов Украины, подлежащих охране.

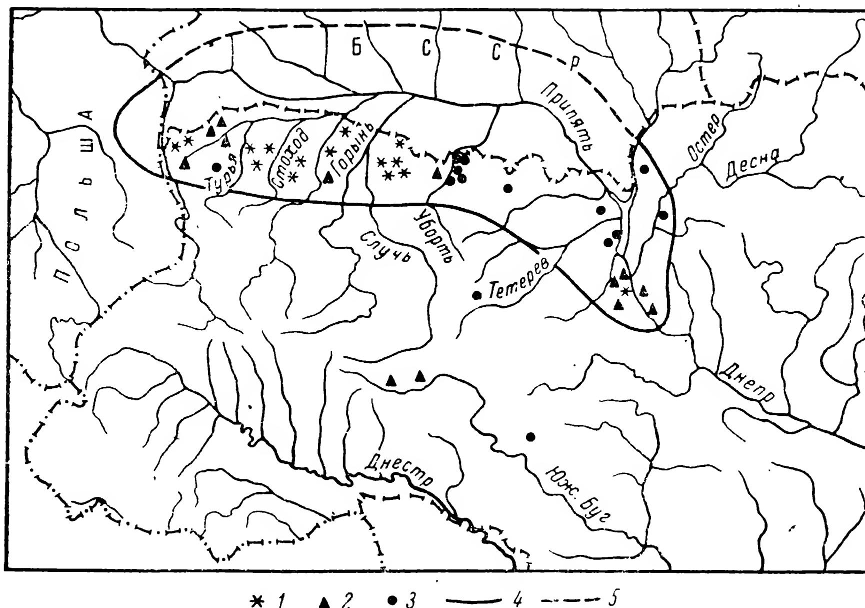
Во флоре Украины насчитывается 3 вида *Drosera*, не считая гибридов. Из них *D. intermedia* Hayne находится здесь на восточной границе своего ареала. Мойзель и др. (Meusel et al., 1965) считают ее амфиатлантическим видом, хорологически и генетически весьма отличающимся от циркумбореальных *D. rotundifolia* L. и *D. anglica* Huds.[1] Однако приводимая этими авторами карта ареала *D. intermedia* свидетельствует о довольно значительном проникновении вида в глубь евроазиатского и североамериканского континентов. В связи с этим X. X. Трасс (Trass, 1960) и Фиалковский (Fijałkowski, 1972) относят *D. intermedia* к псевдоатлантическим видам, встречающимся довольно часто и на территориях вне побережья Атлантики.

На Украине *D. intermedia* имеет локальное распространение — почти исключительно на севере правобережного Полесья, переходя через Днепр до устья р. Остер (см. рисунок). Кроме того, есть несколько изолированных местонахождений в правобережной лесостепи. В Западном Полесье довольно много уцелевших местонахождений *D. intermedia*, где она встречается в значительном количестве. В 1971—1976 гг. я обнаружила в Западном Полесье 13 новых местонахождений этого вида и сделала более 50 описаний ценозов с его участием. Анализ этих данных, а также гербарных и литературных материалов позволяет уточнить распространение *D. intermedia* и осветить малоизученные вопросы ее экологии и ценологии.

Приуроченность вида к правобережному и особенно Западному Полесью обусловлена прежде всего наличием экотопов с более мягким климатом и повышенной влажностью воздуха. На территории Польши вид редок в менее заболоченных и повышенных частях — средней и особенно южной, но чаще находится в прилегающем к УССР и БССР округе Любельского Полесья (Polesie Lubelskie); этот округ является продолжением Украинского и Белорусского Полесья. Так, Фиалковский (1972) считает, что в Любельском Полесье этот вид встречается часто, хотя и находится под угрозой исчезновения. По его мнению (1960), в районе Ленчинско-Влодавских озер, прилегающих с запада к Шацким озерам УССР, *D. intermedia* — многочисленный вид (как и *D. rotundifolia*), а *D. anglica* там — только частый.

В БССР распространение *D. intermedia*, как и ряда других болотных видов, изучено мало, но несколько известных местонахождений приурочено преимущественно к Полесью (Козловская, Парфенов, 1972). Эти авторы считают, что Белоруссия лежит за восточной границей сплошного ареала вида, в зоне изолированных точечных местонахождений. Но изучение *D. intermedia* в Полесье — Украинском, Белорусском и Любельском — показывает, что здесь можно выделить район островного распространения

[1] Названия цветковых растений приводятся по «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964), сфагновых мхов — по «Определителю сфагновых мхов СССР» Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1968).



Распространение *Drosera intermedia* Hayne на Украине.

Местонахождения вида: *1* — по данным автора, *2* — по гербарным материалам, *3* — по литературным данным, *4* — установленная граница полесской островной части ареала вида, *5* — предполагаемая северная граница этой части ареала.

этого вида (см. рисунок). Его северную границу мы проводим условно в связи с недостаточным количеством данных для БССР. Полесский «остров» — самая восточная часть ареала этого псевдоатлантического вида.

Экология *D. inermedia* изучена мало. Во «Флоре СССР» (т. IX, 1939) указывается, что этот вид произрастает по торфяным болотам, особенно характерен для торфяников-верещатников; во «Флоре УССР» (т. 5, 1951) она указывается на «сфагновых и сфагново-осоковых болотах». Наиболее полные данные имеются у Трасса (1960); он отмечает, что *D. intermedia* встречается чаще на переходных болотах. В Украинском Полесье вид произрастает на обводненных мезотрофных болотах, на микроповышениях рельефа — сфагновых бугорках, кочках и дерновинах осок. Среди других видов *Drosera* по влаголюбивости *D. intermedia* занимает промежуточное положение между *D. rotundifolia* (встречается на совсем сухих летом приствольных повышениях и моховых буграх) и *D. anglica* (тяготеющей к местообитаниям у воды).

Чаще всего *D. intermedia* произрастает в мезотрофных осоково-сфагновых ценозах, обычно в сообществах *Carex lasiocarpa* Ehrh. со сфагновым покровом. В последнем обычно преобладают виды, свойственные ранним стадиям развития мезотрофных болот — *Sphagnum obtusum* Warnst., *S. platyphyllum* (Braithw.) Warnst., *S. subsecundum* Nees, реже *S. centrale* C. Jens. Нередко в этих ценозах выступают в качестве содоминантов и образуют второй ярус *Carex limosa* L., *C. omskiana* Meinsh., *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, иногда *Eriophorum gracile* Koch, *Scheuchzeria palustris* L. *D. intermedia* также отмечена в ценозах *Rhynchospora alba* и *Eriophorum gracile* на сфагновом покрове, образованном теми же видами. Солевой pH в ценозах с участием *D. intermedia*, измеренный в моховом покрове в полевых условиях прибором Алямовского, составлял 4.9—5.1. Вид почти всегда встречался единично, лишь на нескольких площадках его проективное покрытие достигало 2—3%.

Наши данные по ценологии вида в основном согласуются со сведениями польских и немецких исследователей. Так, Фиалковский (1960) приводит в таблицах описаний *D. intermedia* в основном для ассоциаций Caricetum lasiocarpae, Caricetum limosae, Rhynchosporetum albae, а Ша-

фер (Szafer, 1959) считает *D. intermedia* характерным видом для сообщества Rhynchosporetum albae. Скамони (Scamoni, 1955) приводит выделенную Тюксеном (Tüxen) ассоциацию Sphagnetum medii subatlanticum с субассоциацией Rhynchospora albae, характерным видом которой является *D. intermedia* (вместе с *Rhynchospora alba*, *D. anglica*, *Sphagnum subsecundum*). Трасс (1960) при анализе флоры эстонских болот указывает *D. intermedia* для сообществ *Schoenus ferrugineus* L.; для этих ценозов, встречающихся в западной части УССР, *D. intermedia* не приводится (Брадіс, 1969).

В последнее время *D. intermedia*, как и *D. rotundifolia*, в связи с освоением болот отмечается на измененных экотопах — по бороздам вспаханных торфяников, где сохранилось достаточное увлажнение, а также на влажных песках.

D. intermedia в настоящее время встречается в правобережном Полесье нередко, и мы разделяем мнение тех исследователей (Бортняк, 1962), которые отмечают, что в этом регионе она более обычна, чем *D. anglica*. Но здесь этот вид находится на границе своего ареала, имеет узкую экологическую амплитуду и произрастает в ценозах, площади которых все время уменьшаются. Все росянки как насекомоядные растения относятся к видам, интересным в биологическом отношении, и охраняются во многих странах. Поэтому *D. intermedia* принадлежит к видам флоры УССР, заслуживающим охраны (Чопик, 1970; Брадіс, Андрієнко, 1973). Необходимо обеспечить сохранение вида на болотах с заповедным режимом. Она уже охраняется на болотах Полесского заповедника и на некоторых болотах-заказниках в районе Шацких озер. Несколько болот, где произрастают *D. intermedia* и ряд других редких болотных видов, предложено автором для охраны.

Гербарные экземпляры *D. intermedia* из местонахождений, описанных автором, хранятся в Гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

ЛИТЕРАТУРА

Бортняк М. М. (1962). До поширення нових та маловідомих для Київського Полісся рослин. Укр. бот. ж., 19, 3. — Брадіс Є. М. (1969). Рослинний покрив боліт УРСР. В кн.: Є. М. Брадіс, Г. Ф. Бачурина. Болота УРСР. — Брадіс Є. М., Т. Л. Андрієнко. (1973). Рідкісні та зникаючі види болотних рослин в УРСР та необхідність їх охорони. В кн.: Фізична географія та геоморфологія, 10. — Козловская Н. В., В. И. Парфенов (1972). Хорология флоры Белоруссии. — Чопик В. В. (1970). Рідкісні рослини України. — Fijałkowski D. (1960). Szata roślinna jezior Łęczyńsko-Włodawskich i przylegających do nich torfowisk. — Fijałkowski D. (1972). Stosunki geobotaniczne Lubelszczyzny. — Meusel H., E. Jäger, E. Weinert. (1965). Vergleichnde Chorologie der zentraleuropäischen Flora, t. I, t. II. — Trass H. (1960). Lääne-eesti madalsoode floora analüüs: Botąanica-alased tööd. [Уч. зап. Тартусского ун-та, Труды по ботанике, 4]. — Scamoni A. (1955). Einfürung in die praktische Vegetationskunde. — Szafer W. (red). (1959). Szata roślinna Polski, t. I, II.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 6 I 1977.

УДК 581.526.3+581.526.33]581.9(23) (470.67)

П. Л. Львов

ВОДНО-БОЛОТНАЯ ФЛОРА ГОРНОГО ДАГЕСТАНА

P. L. LVOV. BOG AQUATIC FLORA OF MOUNTAIN DAGHESTAN

Впервые приводятся результаты флористических исследований на болотах горного Дагестана, проведенных летом 1974 и 1975 гг. Всего выявлено 163 вида высших растений.[1] Проведенный анализ позволяет сделать вывод, что формирование флоры болот шло в основном (75.5%) из бореального центра. Для выявления своеобразия флоры болот горного Дагестана проведено сопоставление ее с флорой болот низменного Дагестана, в частности Аграханского залива Каспийского моря.

Сбор материала производился преимущественно на болотах юго-восточного Дагестана в следующих районах: Левашинском (окрестности сел. Леваши, Чугли, Абдал-Ая, Уллу-Ая), Акушинском (окрестности сел. Балхар), Лакском (сел. Кумух, на болотах у подножия Шалбуз-даг, Базар-Дюзи), Рутульском (окрестности сел. Куруш и Аракул), Ахтынском (сел. Хнов). Учтен также видовой состав сфагнового болота из окрестностей сел. Буртунай Казбековского района.

Несмотря на сухость климата, озера и болота в Дагестане занимают значительные площади как на равнине, примыкающей к Каспийскому морю, так и в горных районах. Болота с доминированием тростника распространены в низовьях рек Кумы, Терека, Сулака. В горных районах встречаются осоковые, осоково-тростниковые, реже сфагновые болота. Таким образом, водно-болотная растительность представлена во всех горных поясах, являясь по отношению к другим типам интразональной.

Во многих регионах Кавказа проведены исследования растительного покрова болот (Зедельмейер, 1927; Буш, 1932; Тарноградский, 1947; Тумаджанов, 1948; Алиев, 1969; Барсегян, 1971; Кац, 1971; Шехов, 1973; Гулисашвили и др., 1975). Болотная растительность Дагестана изучена слабо. Так, в работе Г. И. Радде (Radde, 1899) имеются сведения о болотах в районе Кази-Кумуха с торфяной залежью, состоящей из остатков корней и корневищ осок и вахты трилистной. Е. В. Шифферс (1953) приводит видовой состав осокового болота Кулинского района (10 видов), а в работе П. П. Соловьевой (1974) охарактеризовано сфагновое болото окрестностей сел. Буртунай Казбековского района.

Болота горного Дагестана эутрофного типа, они образовались в процессе зарастания озер. Растительность их характеризуется большим разнообразием: на равнине ведущими являются тростниковые, клубнекамышевые, рогозовые, осоковые и другие группировки, в среднем горном поясе — осоково-тростниковые, осоково-гипновые, реже рогозовые и клубнекамышевые. В составе сырых тростниково-осоковых болот обычны *Phragmites australis*,[2] *Glyceria plicata*, *Catabrosa aquatica*, *Molinia coerulea*, *Carex leporina*, *Lythrum virgatum*, *Bidens tripartita*, *Veronica anagallis-aquatica*, *Hippuris vulgaris*, *Potamogeton lucens*, *Callitriche verna*, *Batrachium triphyllum*, *Utricularia vulgaris*, *Juncus articulatus*.

Для субальпийского и альпийского поясов более характерны осоковые, осоково-пушициевые, осоково-злаковые группировки с значительных участием гипновых мхов.

В субальпийском поясе на высоте 2000—2500 м болотистые осоковые луга приурочены к лугово-болотным почвам. В их составе преобладают *Carex caucasica*, *C. kotschyana*, *C. melanostachya*, *C. leporina*, *Juncus bufonius*, *Caltha polypetala*, *Agrostis capillaris*, *Ligularia sibirica*, *Parnassia palustris*, *Eriophorum vaginatum*. В альпийском и субнивальном поясах гигро-

---

[1] В сборе растений принимал участие А. А. Магомедов.

[2] Латинские названия растений приведены по «Флоре СССР» (1934—1964) с учетом «Свода дополнений и изменений к „Флоре СССР" (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

фитные растительные группировки связаны с болотистыми торфянистыми примитивными почвами. В небольших, но глубоких водоемах и по их берегам встречаются *Utricularia vulgaris*, *Batrachium triphyllum*, *Fontinalis hypnoides*, *Carex canescens*, *C. microglochin*, *C. leporina*, *C. dacica*, *Juncus alpinus*, *Heleocharis pauciflora*, *Triglochin palustris*, *Swertia iberica*, *Primula auriculata*. Характерны мхи *Aulacomnium palustre*, *Climacium dendroides*, *Drepanocladus aduncus*, *Calliergonella cuspidata*, *Mnium cuspidatum* и др.

Из сфагновых болот известно лишь одно небольшое, расположенное в окрестностях сел. Буртунай Казбековского района на высоте 1140 м (Соловьева, 1974). Это болото размером 40×100 м озерного происхождения имеет вытянутую форму и глубину до 4.5 м. Дно заросшего озера состоит из мелкозернистого песчаника. Примыкающие к болоту с юго-востока горы покрыты буковым лесом. Растительность болота представлена осоково-сфагновой ассоциацией. Сплошную сфагновую подушку образует *Sphagnum squarrosum*. Впервые на Кавказе этот вид сфагнума был описан Д. А. Тарноградским (1947) на озере Шау-Дзуар (Кельское нагорье, высота 3000—3200 м).

Из других мхов встречаются *Calliergonella cuspidata*, *Mnium longirostre*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum gracile*. Густой травяной покров состоит из *Carex vesicaria* и *Juncus effusus*. Единично представлены *Lythrum salicaria*, *Lycopus europaeus*, *Eupatorium cannabinum*, *Typha angustifolia*. Довольно обычен здесь *Thelypteris palustris*. Из древесных и кустарниковых видов характерны *Alnus incana*, *Populus tremula*, *Betula litwinowii*, *Frangula alnus*. На болоте преобладают бореальные виды, что свидетельствует о его ледниковом происхождении.

По предварительным данным в составе водно-болотной флоры горного Дагестана выявлено 163 вида высших растений, относящихся к 45 семействам. Среди них 1 вид папоротника, 7 видов хвощей и 155 видов цветковых растений. Кроме того, выявлены около 20 видов гипновых мхов и один вид сфагнума. Из водорослей обычны хара и кладофора. Для уяснения особенностей водно-болотной флоры горного Дагестана сопоставим ее с флорой Аграханского залива (табл. 1).

Как видно из табл. 1, наибольшим видовым разнообразием в горном Дагестане и Аграханском заливе отличаются следующие семейства: осоковые, злаковые, ситниковые, сложноцветные, бобовые, лютиковые, кипрейные, гречишные. Следует отметить полное отсутствие маревых на болотах Дагестана, тогда как в Аграханском заливе семейство маревых по числу видов стоит на третьем месте. Первые 7 семейств, приведенных в табл. 1 для горного Дагестана, включают 54% видов флоры, а для Аграханского залива — 57%.

Основная роль в сложении водно-болотных растительных сообществ горного Дагестана и Аграханского залива принадлежит представителям семейств осоковых, злаковых, ситниковых, рдестовых, лютиковых. Эдификаторами водно-болотных группировок горного Дагестана являются виды *Carex*, *Scirpus lacustris*, *Eriophorum vaginatum*, *Phragmites australis*, *Juncus alpinus*, обычны гипновые мхи *Calliergonella cuspidata*, *Mnium longirostre*, *Aulacomnium palustre*, *Brachythecium rutabulum*, *Dicranum scoparium*, *Modetheca platyphylla*, *Fontinalis hypnoides*, *Sphagnum squarrosum*. Местами наблюдаются *Hippuris vulgaris*, *Potamogeton lucens*, *Utricularia vulgaris*, *Batrachium triphyllum*, *Callitriche verna*, *Lemna trisulca*.

Основными эдификаторами прибрежно-водных группировок низменного Дагестана являются *Phragmites australis*, *Puccinellia gigantea*, *P. distans*, *Typha angustifolia*, *Scirpus lacustris*, *Bolboschoenus maritimus*, *Carex riparia*, а водных растительных группировок — *Ceratophyllum demersum*, *C. submersum*, *Potamogeton* ssp., *Nymphaea alba*, *Trapa hyrcana*, *Salvinia natans*, *Vallisneria spiralis*.

Из табл. 1 видно, что только на болотах в горном Дагестане встречаются виды из семейств *Betulaceae*, *Rhamnaceae*, *Caprifoliaceae*, *Orchidaceae*, *Hippuridaceae*, *Callitrichaceae*, *Saxifragaceae*, *Iridaceae*. Лишь на болотах горного Дагестана отмечены *Caltha polypetala*, *Parnassia palustris*,

ТАБЛИЦА 1

Сопоставление семейств водно-болотной флоры горного Дагестана и Аграханского залива

Семейства	Горный Дагестан		Аграханский залив		Семейства	Горный Дагестан		Аграханский залив	
	число видов	%	число видов	%		число видов	%	число видов	%
Cyperaceae	32	19.6	26	15.0	*Solanaceae*	1	0.6	1	0.6
Poaceae	19	11.6	20	11.5	*Apocinaceae*	1	0.6	1	0.6
Chenopodiaceae	—	—	14	8.0	*Lentibulariaceae*	1	0.6	1	0.6
Fabaceae	7	4.3	15	8.6	*Apiaceae*	1	0.6	1	0.6
Asteraceae	6	3.7	12	6.9	*Zannicheliaceae*	1	0.6	2	1.2
Juncaceae	8	5.0	9	5.2	*Butomaceae*	1	0.6	1	0.6
Ranunculaceae	8	5.0	3	1.7	*Rhamnaceae*	1	0.6	—	—
Onagraceae	8	5.0	2	1.2	*Caprifoliaceae*	1	0.6	—	—
Polygonaceae	7	4.3	4	2.3	*Polypodiaceae*	1	0.6	—	—
Equisetaceae	7	4.3	3	1.7	*Boraginaceae*	1	0.6	—	—
Rosaceae	5	3.1	3	1.7	*Iridaceae*	1	0.6	—	—
Potamogetonaceae	5	3.1	8	4.6	*Juncaginaceae*	1	0.6	—	—
Lamiaceae	3	1.8	5	2.8	*Saxifragaceae*	1	0.6	—	—
Scrophulariaceae	3	1.8	2	1.2	*Geraniaceae*	1	0.6	—	—
Brassicaceae	3	1.8	3	1.7	*Hippuridaceae*	1	0.6	—	—
Salicaceae	3	1.8	—	—	*Callitrichaceae*	1	0.6	—	—
Ceratophyllaceae	2	1.2	2	1.2	*Orchidaceae*	1	0.6		
Lythraceae	2	1.2	2	1.2	*Malvaceae*	—	—	2	1.2
Haloragaceae	2	1.2	2	1.2	*Tamaricaceae*	—	—	2	1.2
Gentianaceae	2	1.2	2	1.2	*Plumbaginaceae*	—	—	2	1.2
Alismataceae	2	1.2	3	1.7	*Najadaceae*	—	—	2	1.2
Lemnaceae	2	1.2	2	1.2	*Verbenaceae*	—	—	1	0.6
Sparganiaceae	2	1.2	1	0.6	*Hydrocharitaceae*	—	—	2	1.2
Typhaceae	2	1.2	4	2.3	*Salviniaceae*	—	—	1	0.6
Betulaceae	2	1.2	—	—	*Trapaceae*	—	—	1	0.6
Caryophyllaceae	1	0.6	1	0.6	*Frankeniaceae*	—	—	1	0.6
Primulaceae	1	0.6	1	0.6	*Nymphaeaceae*	—	—	1	0.6
Rubiaceae	1	0.6	1	0.6					
Convolvulaceae	1	0.6	1	0.6	Итого	163	100.0	173	100.0

Filipendula ulmaria, *Geranium palustre*, *Ligularia sibirica*, *Juncus alpinus*, *Orchis palustris*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex canescens*, *C. kotschyana*, *C. dacica*, *C. microglochin*, *C. caucasica*, *Swertia iberica*, *Triglochin palustris* и др.

Соотношение жизненных форм водно-болотных растений горного Дагестана и Аграханского залива показано в табл. 2.

Наибольшее количество видов относится к травянистым многолетникам. Из древесных и кустарниковых форм на сфагновом болоте обычны ольха серая, береза Литвинова, осина, бузина черная, крушина ломкая. Среди однолетников отметим *Potentilla supina*, *Euphrasia stricta*, *Cyperus*

ТАБЛИЦА 2

Соотношение различных жизненных форм во флоре горного Дагестана и Аграханского залива

Жизненные формы	Горный Дагестан		Аграханский залив	
	число видов	%	число видов	%
Деревья	3	1.8	—	—
Кустарники	5	3.1	6	3.4
Многолетние травы	141	86.5	137	79.2
Двулетние травы	2	1.2	5	2.9
Однолетние травы	12	7.4	25	14.5
Всего	163	100.0	173	100.0

fuscus, *C. glaber*, *Poa annua*, *Polypogon monspeliensis*, *Polygonum patulum*, *P. nodosum*, *P. tomentosum*.

В Аграханском заливе однолетников в 2 раза больше, чем на болотах горного Дагестана. Они представлены преимущественно видами из родов *Suaeda*, *Salsola*, *Petrosimonia*, не встречающихся на болотах горных районов.

Во флоре болот горного Дагестана можно выделить водные, прибрежно-водные и луговые группы растений. К водным растениям, составляющим около 11% от общего числа, относятся *Batrachium triphyllum*, *B. trichophyllum*, *B. divaricatum*, *Ceratophyllum demersum*, *C. submersum*, *Myriophyllum verticillatum*, *M. spicatum*, *Utricularia vulgaris*, *Callitriche verna*, *Potamogeton pectinatus*, *P. filiformis*, *P. lucens*, *P. natans*, *P. perfoliatus*, *Zannichelia palustris*, *Lemna trisulca*, *L. minor*, *Hippuris vulgaris* и некоторые мхи — *Sphagnum squarrosum*, *Fontinalis hipnoides*, а из водорослей — виды хары и кладофора.

В нижнем поясе наблюдаются *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *S. tabernaemontani*, *Typha angustifolia*, составляющие группу прибрежных видов; во всех поясах обычны *Carex*, *Juncus*, *Equisetum*, *Glyceria plicata*, *Epilobium hirsutum*, *Lythrum virgatum*, *Veronica anagallis-aquatica*, *Alisma plantago-aquatica* и др., относящиеся к луговым видам.

На основании имеющихся сведений об ареалах водно-болотных и луговых растений (Гроссгейм, 1936, 1939—1967; Флора СССР, 1934—1964) видовой состав водно-болотной флоры горного Дагестана подвергнут ботанико-географическому анализу, в результате чего построен ботанико-географический спектр.

Чтобы лучше представить характер этого спектра, сопоставим его (табл. 3) со спектром Кавказа в целом и нагорного Дагестана (по Гроссгейму, 1936), со спектром флоры Аграханского залива (по Львову, 1977) и спектром Азербайджана (по Алиеву, 1969).

Спектр водно-болотной флоры горного Дагестана и Аграханского залива существенно отличается от спектров Кавказа в целом и нагорного Дагестана резким увеличением бореальных элементов и уменьшением переднеазиатских, средиземноморских и кавказских элементов. На болотах горного Дагестана отсутствуют виды пустынного типа ареала. Широкое распространение во флоре болот горного Дагестана (75.5%) и Аграханского залива (59.0%) бореального типа объясняется тем, что северные виды растений связаны с водно-болотной средой. Это прежде всего представители семейств хвощевых, рдестовых, ситниковых, рясковых, рогозовых, губоцветных, сложноцветных и др. Все, например, водные виды растений горного Дагестана относятся к бореальному типу. Это свидетельствует о связи флоры болот Дагестана с водно-болотной флорой лесной зоны Северного полушария.

Второе место по числу видов занимает ксерофильный тип (средиземноморский и переднеазиатский). К нему относятся из средиземноморского класса *Orchis palustris*, *Cyperus fuscus*, *C. longus*, *C. glaber*, *Polypogon monspeliensis*, *Trachomites sarmatiense*, *Solanum persicum*, а из переднеазиатского класса *Carex caucasica*, *C. diluta*, *C. dacica*, *Caltha polypetala* и др. На долю ксерофильного типа в горном Дагестане приходится 15.3% от общего числа видов, а в Аграханском заливе — 22.5%. Относительно большое число видов ксерофильного типа ареалов в Аграханском заливе по сравнению с горным Дагестаном обусловлено расположением залива в условиях полупустыни.

Этим же можно объяснить и то, что пустынный тип в Аграханском заливе, представленный видами семейства маревых и составляющий 4.6% от общего числа видов, не представлен ни одним видом на болотах горного Дагестана. Из древних элементов в горном Дагестане встречается *Swertia iberica*, а в Аграханском заливе — *Trapa hyrcana*.

Почти полное отсутствие на болотах Дагестана древних видов, видимо, объясняется относительной молодостью болот и удаленностью их от Талыша и Колхиды — основных рефугиумов древней флоры.

ТАБЛИЦА 3

Соотношение типов ареалов во флоре Кавказа
(числитель — абсолютное число видов, знаменатель — процент)

Флористические районы	Тип ареала: древний	бореальный	средиземноморский	переднеазиатский	кавказский	степной	пустынный	адвентивный	не установлен
Кавказ в целом	617 / 11.7	1203 / 20.9	961 / 16.8	1517 / 26.4	834 / 14.5	351 / 6.0	108 / 1.9	103 / 1.8	—
Нагорный Дагестан	56 / 3.6	536 / 34.7	309 / 20.0	198 / 12.8	323 / 20.9	97 / 6.3	12 / 0.8	14 / 0.9	—
Болота горного Дагестана	1 / 0.6	123 / 75.5	13 / 8.0	12 / 7.3	4 / 2.5	3 / 1.8	—	7 / 4.3	—
Аграханский залив	1 / 0.6	102 / 59.0	34 / 19.6	5 / 2.9	—	7 / 4.0	8 / 4.6	9 / 5.2	7 / 4.0
Водоемы Азербайджана	18 / 5.2	161 / 44.7	Ксерофильный 110 / 30.5		20 / 5.5	2 / 0.5	2 / 0.5	41 / 11.4	—

Степной тип ареала представлен всего тремя видами: *Lythrum virgatum*, *Sium sisaroideum*, *Carex melanostachya*, а кавказский четырьмя видами: *Salix caprea*, *Chamaenerium caucasicum*, *Epilobium algidum* и *Colpodium versicolor*. В Аграханском заливе виды с кавказским типом ареала отсутствуют, в то время как в Азербайджане на его долю приходится 20 видов, что составляет 5.5%. Видимо, это объясняется отдаленностью залива от горного Кавказа, где происходит формирование видов кавказского типа.

На долю адвентивного типа ареала приходится 7 видов, представленных преимущественно космополитами — *Bidens tripartita*, *Poa annua*, *Zannichelia palustris*, виды рода *Potamogeton* и *Lemna*.

Таким образом, формирование водно-болотной флоры горного Дагестана шло в основном из бореального (75.5%), частично из средиземноморского и переднеазиатского центров.

В заключение отметим, что болота Дагестана существенно отличаются от болот Закавказья отсутствием эндемичных видов (*Hydrocotyle vulgaris*, *Trapa colchica*, *Ludwiga palustris*, *Nelumbium caspicum*, *Lippia nodiflora*) и ограниченным числом видов сфагновых мхов, в то время как только для Грузии приводятся 25 видов р. сфагнум (И. В. Дылевская, 1969). Отсутствие эндемов и видов сфагнума, видимо, объясняется относительной молодостью водно-болотной флоры как равнинного, так и горного Дагестана.

ЛИТЕРАТУРА

Алиев Д. А. (1969). Флора и растительность водоемов Азербайджана и их хозяйственное значение. Автореф. докт. дисс. Баку.— Барсегян А. М. (1971). Флора и растительность рек и озер Армении и их народнохозяйственное значение. В кн.: Растительность Армянской ССР и ее лекарственные ресурсы. Тр. Бот. инст. АН Арм. ССР, XVII.— Буш Н. А. (1932). О болотах озерного происхождения в Дигории (Центральный Кавказ). Тр. Бот. музея АН СССР, 25.— Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа.— Гроссгейм А. А. (1939—1967). Флора Кавказа, I—VII.— Гулисашвили В. З., Л. Б. Махатадзе, Л. И. Прилипко. (1975). Растительность Кавказа.— Дылевская И. В. (1969). Исследование сфагновых мхов Грузии. Тез. докл. членов Груз. бот. общ. на IV делег. съезде ВБО.— Зедельмейер О. М. (1927). Распространение торфяных болот и сфагновых мхов на Кавказе. Торфяное дело, 7.— Кац Н. Я. (1971). Болота земного

шара.— Львов П. Л. (1977). Анализ водно-болотной и прибрежной флоры Аграханского залива Каспия. Бот. ж., 62, 1.— Соловьева П. П. (1974). Сфагновые болота в Дагестане. Тез. докл. VI Всес. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий.— Тарноградский Д. А. (1947). К изучению водоемов Северо-восточной Осетии. Тр. Северо-Осетинск. с.-х. инст., 1 (14).— Туманджанов И. И. (1948). Очерк болотной растительности долины Теберды. Тр. Тбилисск. бот. инст., XII.— Шехов А. Г. (1973). Растительность Кубанских лиманов. Изв. Северо-Кавказск. научн. центра высш. школы, сер. Естеств. науки, 3.— Шифферс Е. В. (1953). Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья.— Radde G. (1899). Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaucasusländern. Die Vegetation der Erde, 3.

Дагестанский
государственный университет,
Махачкала.

Получено 23 II 1976.

УДК 576.312.32/.38.511.1 : 58 (571.651)

П. Г. Жукова, В. В. Петровский

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ЗАПАДНОЙ ЧУКОТКИ. III

P. G. ZHUKOVA, V. V. PETROVSKY. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME WESTERN CHUKOTKA PLANT SPECIES. III

Излагаются результаты исследования хромосомных чисел у 156 видов сосудистых растений. Приводятся новые хромосомные числа для 18 видов, в том числе впервые публикуются данные о числе хромосом у *Elytrigia jacutorum* — 2n=14, *Stellaria arenicola* s. l. — 2n=72, *Sedum middendorffianum* — 2n=64, *Chrysosplenium alternifolium* s. l. — 2n=66, *Potentilla anachoretica* — 2n=28 и 42, *Pedicularis tristis* — 2n=16, *Castilleja hyparctica* — 2n=48 и *C. rubra* — 2n=24. Обсуждаются вновь выявленные случаи кариологической дифференциации у некоторых таксонов.

В соответствии с планом научно-исследовательских работ Лаборатории Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в 1976 г. продолжалось изучение растительного мира ряда районов Чукотского национального округа. Группа сотрудников лаборатории работала на территории Билибинского района. В процессе флористических и геоботанических исследований проводился сбор материалов для определения чисел хромосом у многих видов местной флоры. Основную часть сборов провели Т. М. Королева и В. В. Петровский в трех пунктах Анюйского нагорья: в верховьях р. Лёльвергыргын, в верховьях р. Малый Кепервеем (правый приток р. М. Анюй) и в бассейне р. Тополевка 1-я (левый приток р. М. Анюй). Итоги обработки этих материалов и составляют основу настоящего сообщения. В публикацию включены также результаты исследований образцов, собранных в сезоны 1972—1975 гг. в разных пунктах Билибинского района Т. М. Королевой, В. В. Петровским и А. Д. Тихоновой. Авторы пользуются случаем выразить свою признательность Т. М. Королевой, А. Д. Тихоновой, а также Е. Ю. Норкиной, принимавшим участие в сборе и фиксации материала.

Цитологическая часть исследования выполнена П. Г. Жуковой. Постоянные препараты и гербарные образцы исследованных растений хранятся в БИНе.

Числа хромосом, определенные у 156 видов цветковых растений, приводятся в помещенной ниже таблице.

Сопоставление ныне публикуемых определений с данными, полученными ранее (Жукова, Петровский, 1975, 1976), свидетельствует о несомненной стабильности числа хромосом у абсолютного большинства таксонов во флоре Западной Чукотки. Вместе с тем нашими последними исследованиями выявлены новые случаи внутривидовой кариологической дифференциации, обнаружены расы с новыми хромосомными числами.

Числа хромосом исследованных видов растений

Вид и номер образца		2n	Место сбора
Agrostis anadyrensis Soczava,	76-101	56	Р. Тополевка 1-я
A. vinealis Schreb. ssp. *kudoi* (Honda) Tzvel., (*A. trinii* Turcz.),	74-98Т	28	Руч. Ягодный
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.,	76-111	56	Р. Тополевка 1-я
Bromus arcticus Shear,	74-06Т	28	Руч. Ягодный
	74-25	28	Р. Погынден, верховья
	76-92	42	Р. М. Кепервеем
B. pumpellianus Scribn.,	76-70	56	Р. Лёльвергыргын
	74-199Т	56	С. Погындено
	74-329Т	56	Полярн. ст. Раучуа
	76-113	56	Р. Тополевка 1-я
Calamagrostis angustifolia Kom.,	76-107	28	» » »
C. lapponica (Wahlb.) Hartm.,	76-36	>100	Р. Лёльвергынгын
C. purpurascens R. Br.,	76-117	42	Р. Тополевка 1-я
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.,	76-29	52	Р. Лёльвергыргын
D. sukatschewii (Popl.) Roshev.,	76-95	26	Р. Тополевка 1-я
Elytrigia jacutorum (Nevski) Nevski,	С-76-1686	14 *	» » »
Festuca altaica Trin.,	С-76-1695	28	» » »
F. brachyphylla Schult. et Schult. f.,	76-104	42	» » »
	76-79	42	Р. Лёльвергыргын
	76-80	42	» »
Hierochloë alpina (Liljebl.) Roem. et Schult.,	74-105Т	56	Руч. Ягодный
Pleuropogon sabinii R. Br.,	76-105	42	Р. Тополевка 1-я
Poa alpigena (Fr.) Lindm.,	74-117Т	32	Руч. Ягодный
P. anadyrica Roshev.,	76-99	56	Р. М. Кепервеем
P. arctica R. Br.,	74-351Т	62	Фактория Крестовая
P. bryophila Trin.,	76-78	56	Р. Лёльвергыргын
P. pratensis L.,	76-35	62	» »
	74-196Т	52	С. Погындено
Roegneria confusa (Roshev.) Nevski,	74-197	28	» »
R. nepliana V. Vassil.,	74-121Т	28	Руч. Ягодный
R. scandica Nevski,	76-97	28	Р. М. Кепервеем
R. villosa V. Vassil.,	74-198Т	28	С. Погындено
Trisetum spicatum (L.) Richt.,	74-225Т	28	Пос. Билибино
T. spicatum subsp. *molle* (Michx.) Hult.,	74-203Т	28	» »
	76-108	28	Р. Тополевка 1-я
Carex bonanzensis Britt.,	76-134	>50	» » »
C. duriuscula C. A. Mey.,	76-38	50 **	Р. Лёльвергыргын
C. eleusinoides Turcz.,	74-113Т	84	Руч. Ягодный
C. gynocrates Wormsk.,	76-120	50	Р. Тополевка 1-я
C. melanocarpa Cham.,	76-46	26	Р. Лёльвергыргын
C. obtusata Liljebl.,	76-72	52	» »
C. pediformis C. A. Mey.,	76-40	70	» »
C. podocarpa R. Br.,	76-74	70	» »
C. rariflora Wahlb.,	74-322Т	52	Полярн. ст. Раучуа
C. saxatilis L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela,	74-38Т	80	Руч. Ягодный
C. stans Drej.,	74-248Т	76	Полярн. ст. Раучуа
Eriophorum angustifolium Honck.,	74-321Т	58	» » »
E. vaginatum L.,	74-320Т	58	» » »
Kobresia bellardii (All.) Degl.,	76-45	58	Р. Лёльвергыргын
Luzula confusa Lindb.,	74-260Т	36	Полярн. ст. Раучуа
L. multiflora (Retz.) Lej. ssp. *kjellmaniana* (Miyabe et Kudo) Tolm.,	76-48	36	Р. Лёльвергыргын
L. tundricola Gorodk.,	76-59	24	» »
Allium strictum Schrad.,	С-76-1691	48	Р. Тополевка 1-я
Lloydia serotina (L.) Reichb.,	76-73	24	Р. Лёльвергыргын
Veratrum oxysepalum Turcz.,	76-63	80	» »
Populus tremula L.,	76-83	38	Р. М. Кепервеем
Salix glauca L.,	76-28	152	Р. Лёльвергыргын
S. polaris Wahlb. ssp. *pseudopolaris* (Flod.) Hult.,	76-04	114	» »
S. reticulata L.,	74-44Т	38	Руч. Ягодный
S. tschuktschorum A. Skv.,	76-96	114	Р. М. Кепервеем

* Определения у видов, для которых ранее данные о числе хромосом вообще отсутствовали.
** Числа, ранее не указывавшиеся для данного таксона.

Вид и номер образца		2n	Место сбора
Betula middendorffii Trautv. et C. A. Mey.,	76-109	42	Р. Тополевка 1-я
Rumex acetosa L. ssp. *pseudoxyria* Tolm.,	76-85	14	Р. М. Кепервеем
R. arcticus Trautv.,	76-17	120	Р. Лёльвергыргын
R. graminifolius Lamb.,	76-19	14	» »
R. sibiricus Hult.,	C-75-1565	20	С. Погындено
Claytonia acutifolia Pall.,	76-62	32	Р. Лёльвергыргын
Gastrolychnis affinis (Vahl) Tolm. et Kozh.,	C-73-217	48	Пос. Билибино
G. angustiflora Rupr. ssp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozh.,	C-75-701	48	С. Погындено
Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf.,	76-77	46	Р. Лёльвергыргын
Stellaria arenicola Raup s. l.,	C-75-710	72 *	С. Погындено
S. ciliatosepala Trautv.,	74-124T	72	Руч. Ягодный
S. fischeriana Sér.,	74-82T	26	» »
S. longipes Goldie s. str.,	C-76-1688	52	Р. Тополевка 1-я
Aconitum delphinifolium DC. ssp. *anadyrense* Worosch.,	74-232T	32	Фактория Крестовая
Anemone sibirica L.,	76-05	14	Р. Лёльвергыргын
Caltha arctica R. Br.,	74-109T	56	Руч. Ягодный
Ranunculus affinis R. Br.,	76-37	32	Р. Лёльвергыргын
R. gmelinii DC.,	76-18	16	» »
	74-110T	16	Руч. Ягодный
	74-191T	16	С. Погындено
	76-112	32	Р. Тополевка 1-я
R. hyperboreus Rottb.,	74-350T	32	Фактория Крестовая
R. pallasii Schlecht.,	74-324T	32	Полярн. ст. Раучуа
R. sulphureus Soland.,	76-52	96	Р. Лёльвергыргын
R. turneri Greene,	76-67	28	» »
Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh.,	76-131	42	Р. Тополевка 1-я
P. microcarpum DC. ssp. *czekanowskii* (Tolm.) Tolm.,	C-76-1701	14	Пос. Билибино
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky,	СГ-76-03	70	Р. Тополевка 1-я
Arabis petraea (L.) Lam. ssp. *umbrosa* (Turcz.) Tolm. (=*A. media* N. Busch),	СГ-72-208	16	Фактория Медвежка
Braya humilis (C. A. Mey.) Robins. ssp. *arctica* (Böcher) Rollins,	СГ-74-209	42	Р. Янрамкываам
Cardamine hyperborea O. E. Schulz,	76-86	28	Р. М. Кепервеем
C. pratensis L.,	76-49	100	Р. Лёльвергыргын
Draba cinerea Adams,	C-76-1690	48	Р. Тополевка 1-я
D. lonchocarpa Rydb.,	СГ-72-748	32 *	Пос. Билибино
D. pseudopilosa Pohle,	СГ-74-212	48	Гора Дуга
Ermania parryoides Cham.,	C-72-1233	24	Пос. Билибино
Erysimum hieracifolium L.,	СГ-75-227	48	С. Погындено
E. pallasii (Pursh) Fern.,	C-76-1693	36	Р. М. Кепервеем
Parrya nudicaulis (L.) Regel,	76-06	28	Р. Лёльвергыргын
Rorippa palustris L.,	74-328T	32	Полярн. ст. Раучуа
Chrysosplenium alternifolium L. s. l.,	76-90	66 **	Р. М. Кепервеем
	67-41K	66 **	Руч. Гремучий
Saxifraga bronchialis L. ssp. *funstonii* (Small) Hult.,	СГ-72-719	48 **	Фактория Медвежка
	76-22	48—52 **	Р. Лёльвергыргын
S. cernua L.,	76-24	60	» »
S. exilis Steph.,	76-76	26	» »
S. hieracifolia Waldst. et Kit.,	76-53	120	» »
S. hirculus L.,	76-27	32	» »
S. hyperborea R. Br.,	76-50	26	» »
S. nelsoniana D. Don,	76-55	80	» »
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky,	76-51	30	» »
S. rivularis L.,	СГ-75-235	52	Полярн. ст. Раучуа
Sedum middendorffianum Maxim.,	C-76-1678	64 *	Р. Тополевка 1-я
Comarum palustre L.,	74-314T	36 **	Полярн. ст. Раучуа
Dryas punctata Juz.,	74-318T	18	» » »
Dasiphora fruticosa (L.) Rydb.,	C-76-1700	14	Р. Тополевка 1-я
Potentilla anachoretica Soják,	СГ-75-103	28 *	Р. Каменушка
	СГ-74-666	28	Руч. Шерл
	76-94	28	Р. М. Кепервеем
	76-12	28	Р. Лёльвергыргын
	76-13	42 *	» »

Вид и номер образца		2n	Место сбора
P. chamissonis Hult.,	76-93	70 **	Р. М. Кепервеем
P. gelida C. A. Mey.,	76-75	28	Р. Лёльвергыргын
P. hookeriana Lehm. s. l.,	76-09	42	» »
P. jacutica Juz.,	76-82	28	Р. М. Кепервеем
P. nivea L.,	СГ-76-10	56	Р. Тополевка 1-я
P. uniflora Ledeb.,	73-94V	28	Р. Б. Кепервеем
Spiraea salicifolia L.,	76-20	36	Р. Лёльвергыргын
Astragalus alpinus L. ssp. *alpinus*,	74-73T	32	Руч. Ягодный
A. frigidus (L.) Bunge,	С-76-1673	16	Р. Тополевка 1-я
A. schelichowii Turcz.,	С-76-1671	16, 32 **	» » »
Hedysarum arcticum B. Fedtsch.,	76-21	14	Р. Лёльвергыргын
	76-42	14	» »
H. dasycarpum Turcz.,	С-76-1674	16	Р. Тополевка 1-я
Oxytropis ochotensis Bunge,	76-26	64	р. Лёльвергыргын
O. semiglobosa Jurtz.,	С-74-1424	16	р. Янрфмкываам
O. tschuktschorum Jurtz.,	74-307T	32	Полярн. ст. Раучуа
Empetrum hermaphroditum Hagerup,	74-250T	52	» » »
Chamaenerium latifolium (L.) Spach,	76-31	72	р. Лёльвергыргын
Hippuris vulgaris L.,	74-220T	32	Пос. Билибино
Gentiana algida Pall.,	74-332T	24	Фактория Крестовая
G. barbata Froel,	76-77	78	Р. Тополевка 1-я
Polemonium acutiflorum Willd.,	74-326T	18	Полярн. ст. Раучуа
P. boreale Adams,	74-264T	18	» » »
Dracocephalum palmatum Steph.,	74-62T	12	Руч. Ягодный
Castilleja hyparctica Rebr.,	76-89	48 *	Р. М. Кепервеем
C. rubra (Drob.) Rebr.,	С-76-1680	24 *	Р. Тополевка 1-я
Lagotis minor (Willd.) Standl.,	76-69	22	р. Лёльвергыргын
Pedicularis sudetica Willd.,	С-76-1697	16	Р. Тополевка 1-я
P. tristis L.,	76-132	16 *	» » »
Galium boreale L.,	72-45V	66	Пос. Билибино
Valeriana capitata Pall.,	74-86T	56	Руч. Ягодный
	74-268T	56	Полярн. ст. Раучуа
	74-319T	60	» » »
	76-61	60	Р. Лёльвергыргын
Antennaria friesiana (Trautv.) Ekm.,	76-56	84	» »
Arnica frigida C. A. Mey.,	С-76-1699	56	Р. Тополевка 1-я
A. iljinii (Maguire) Iljin,	76-44	56	Р. Лёльвергыргын
Artemisia arctica Less.,	76-65	36	» »
A. borealis Pall.,	76-64	18	» »
A. furcata Bieb.	С-76-1694	18	Р. Тополевка 1-я
A. glomerata Ledeb.,	74-333T	18	Фактория Крестовая
A. kruhsiana Bess.,	74-228T	18	Пос. Билибино
A. tilesii Ledeb.,	74-153T	18	С. Погындено
Aster alpinus L.,	С-76-1687	18	Р. Тополевка 1-я
Dendranthema mongolicum (Ling) Tzvel.,	С-76-1684	54 **	» » »
Erigeron elongatus Ledeb.,	С-76-1677	18	» » »
E. eriocephalus I. Vahl,	С-74-1434	18	Руч. Ягодный
Nardosmia frigida (L.) Hook.,	76-11	60	Р. Лёльвергыргын
N. glacialis Ledeb.,	76-58	56	» »
N. gmelinii Turcz. ex DC.	76-57	60	» »
Saussurea oxyodonta Hult.,	76-125	26	Р. Тополевка 1-я
S. schanginiana (Wydl.) Fisch.,	С-76-1679	36	» » »
S. tilesii Ledeb.,	76-71	48	Р. Лёльвергыргын
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.,	74-258T	48	Полярн. ст. Раучуа
S. congestus (R. Br.) DC.,	74-288T	48	» » »
S. resedifolius Less.,	76-41	92	Р. Лёльвергыргын
Taraxacum kamtschaticum Dahlst.,	76-54	24	» »

Так, среди исследованных растений, относимых нами к *Bromus arcticus*, отмечены тетраплоидные и гексаплодные образцы. Оба 28-хромосомных образца, собранных на речных аллювиях, образуют довольно плотные дерновины из многочисленных генеративных и вегетативных побегов. Опушение колосковых чешуй варьирует даже в пределах одной метелки: в одних случаях на нижних веточках чешуи сплошь покрыты волосками, а на верхних встречаются чешуи с волосками, располагающимися только

показывающими распределение основных типов растительности в зависимости от рельефа и условий увлажнения. Характер пространственного распределения растительных сообществ иллюстрируется геоботанической картой, составленной в 1970 г. (Г. И. Билык, В. В. Осычнюк, В. С. Ткаченко), в которой использованы современные приемы отражения динамики растительности с выделением коренных, условнокоренных, квазикоренных и производных сообществ. Легенда карты содержит 56 номеров, что уже свидетельствует о детальном и скрупулезном изучении растительного покрова. Жаль, что карта не выполнена в красках, так как из-за очень сложной штриховки она трудно читается.

Наиболее интересными следует признать наблюдения над изменением растительности и почв под влиянием различных режимов использования (сенокошение, выпас, заповедный режим). Эти данные, так же как и все основные параметры, характеризующие биологическую продуктивность Хомутовской степи, более подробно изложены в книге Т. Л. Быстрицкой и В. В. Осычнюка «Почвы и первичная биологическая продуктивность степей Приазовья» (М., «Наука», 1975).

Ранее опубликованные описания степной растительности и 15-летние наблюдения В. В. Осычнюка позволили проанализировать ход сукцессий степных фитоценозов при абсолютно заповедном режиме использования и наметить постпасквально-демутационные стадии трансформации дерновиннозлаковых травостоев в корневищнозлаковые. Сначала наблюдается усиление роли ковылей, затем мятлика узколистного, подготавливающего благоприятные условия для экспансии костра безостого и корневищных видов пырея. В дальнейшем, под воздействием корневищных злаков и в результате накопления их отмерших остатков (подстилки) происходит ряд изменений заповедных травостоев: появляются плешины, заселяющиеся сорняками; нарушается целостность структуры корневищнозлаковых фитоценозов; травостои становятся мозаичными. Таким образом, не только подтверждаются основные положения о демутации степей при заповедном режиме, выдвинутые И. К. Пачоским, но прослежены их дальнейшие изменения под влиянием накопления отмерших остатков. Эти данные не согласуются с мнением Г. И. Дохман (1966) о поведении дерновинных злаков на заповедных участках степей. Они четко выявляют их возрастные стадии в зависимости от различных режимов использования и указывают дальнейшие пути исследования демутационных смен степных травостоев.

Описания заповедников «Каменные могилы» (Л. С. Панова) и «Михайловская целина» (Г. И. Билык и В. С. Ткаченко, Институт ботаники АН УССР) менее подробные, чем очерк, посвященный Хомутовской степи. В них нет подробной характеристики почв и анализа типов местностей, которые дополняют данные о закономерностях распределения растительного покрова. Очерки растительности этих двух заповедников написаны очень добросовестно, четко, но несколько суховато и более формально (по сравнению с описанием Хомутовской степи). Они также сопровождаются картами растительности; легенды содержат 42 знака для «Михайловской целины» и 15 — для «Каменных могил». Более схематична последняя карта, и, видимо, желательно ее уточнение.

Рецензируемые сборники свидетельствуют о большой работе, проведенной по инициативе Института ботаники АН УССР в степных заповедниках Украины. Хочется надеяться, что так успешно начатые исследования будут продолжены и по всем параметрам, характеризующим степные биогеоценозы, будут получены многолетние ряды наблюдений.

Оценивая сборники в целом, следует отметить, что в них еще нет настоящих биогеоценологических характеристик украинских степей, хотя все авторы упорно используют термин «биогеоценоз». В первых двух статьях первого сборника даны широкие программные предпосылки изучения биогеоценозов, к сожалению, полностью не подкрепленные опубликованными в сборниках статьями. Они посвящены, как уже отмечено выше, только геоботаническим и почвенным исследованиям, проведен-

ным на высоком уровне. В изучении растительности заповедников (особенно Хомутовской степи) следует особенно подчеркнуть динамический подход, он применен не только в стационарных многолетних исследованиях биопродуктивности степных фитоценозов и при установлении демутационно-дигрессивных смен растительности при разных режимах использования, но и в картировании растительного покрова заповедника. Так, на картах растительности очень наглядно отражены все установленные смены травостоев. Почвенные исследования также проведены очень тщательно с применением новых методов изучения. Весьма важным следует признать изучение не только влагозапасов почвы, но и состава и эволюции природных вод на окружающих Хомутовскую степь территориях. Однако изучение режимов влажности почв требует очень длительных наблюдений. Поэтому важно продолжение начатых работ, опубликование всех материалов по характеристике остальных компонентов биогеоценозов и анализу связей между ними.

Пока это не сделано, говорить о характеристике биогеоценозов не стоит. Необходимо подытожить и обобщить все собранные материалы и продолжить начатые исследования, это позволит не только дать подробные характеристики степных биогеоценозов, но и приступить к решению практических задач по прогнозированию их развития и к использованию окружающих территорий на экологической и биогеоценологической основах, как это обосновывается в статьях А. Н. Тюрюканова и А. В. Гордецкого.

А. М. Семенова-Тян-Шанская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 XI 1976.

УДК 019.941 (048) [63 : 581.9].001.11 (430.2)

W. Hilbig. Über den Stand agrogeobotanischen Forschung in der DDR. Biologische Rundschau. Jg. 13, H. 6, 1975, 344—357 S. (**В. Хильбиг.** О состоянии агрогеоботанических исследований в ГДР, 1975)

R. G. MINIBAYEV, B. M. MIRKIN, Z. M. NAZIROVA, F. M. KHANOV. *W. HILBIG.* ON THE STATE OF AGROGEOBOTANICAL STUDIES IN G. D. R., 1975

Работа В. Хильбига, несмотря на ограниченный объем, представляет большой интерес для советского читателя.

Немецкие ботаники, особенно группа специалистов, работающих в Галле (Р. Шуберт, В. Хильбиг, Э. Манн), в настоящее время являются одними из лидеров агрофитоценологии в мировой геоботанике. Эта перспективнейшая отрасль развития геоботаники представлена и в советской науке, но, без сомнения, у геоботаников ГДР много полезного для отечественных ученых.

Положение лидеров сказалось и в том, что в 1972 г. в Галле состоялся международный симпозиум по проблемам агрогеоботаники. С общей характеристики круга вопросов, обсуждавшихся на симпозиуме, и начинается рецензируемая статья. Далее следует ряд разделов, на обсуждении которых мы сконцентрируем внимание.

1. Распространение сорняков. Описывается принятая в ГДР система изучения ареалов сорных растений по результатам сплошного агрогеоботанического обследования. Эти исследования выполнялись не только преподавателями и студентами университетов в Галле и Йене и Высшей педагогической школы в Потсдаме, но и учителями школ совместно с учащимися. В результате удалось полностью выявить степень засорения полей разными видами сорняков и разработать конкретные рекомендации для борьбы с ними с применением гербицидов. Автор при-

водит примеры таких точечных картограмм для двух видов (*Lathyrus tuberosus* L., *Galinsoga parviflora* Cav.). Для каждого квадрата карты (размер квадрата 1 км^2) кружком показано присутствие вида, а степенью его закрашенности — постоянство. Безусловно, принятая в ГДР система учета сорняков заслуживает самого пристального внимания, однако, быть может, в этом случае недооцениваются возможности экстраполяции, что неизбежно при работе на больших территориях — таких, как крупные районы СССР.

2. Изменения условий жизни сорных видов. Если раньше в условиях архаичной трехпольной системы земледелия отбор сорных видов был в какой-то степени связан с возделываемыми культурами, то теперь система земледелия интенсивна и сорные виды отбираются не только комплексом традиционных агротехнических мероприятий, но и гербицидами. В ГДР имеется целый ряд исследований, показывающих, что на характер засоренности полей влияют также нормы внесения удобрений и их состав. Своеобразная флора формируется в условиях поливных земель.

Резюмируя большое число литературных источников о современном филоценогенезе сорной флоры, Хильбиг подчеркивает важность создания заповедников сорняков, т. е. небольших участков, где могут сохраниться все сорные виды, свойственные данной территории. Такие участки будут служить контролем для изучения процесса изменения сорной флоры в результате интенсификации системы земледелия. Советскому читателю такая постановка вопроса может показаться неожиданной, но в ней немало здравого смысла. Быть может, в тех районах СССР, где засоренность полей резко снизилась, целесообразно подумать о таких микрозаповедниках.

3. Сорно-полевые сообщества. Этот раздел показывает состояние классификационных построений агрофитоценологов ГДР. Как известно, в этой стране развивается флористическое направление классификации, которое во многом отлично от классического сигматизма Браун-Бланке и Тюксена. Геоботаники ГДР опираются на экологические (социологические) группы видов, каждая из которых может быть встречена в нескольких ассоциациях. Догмат верных видов ими отвергнут. Выделяемые немецкими ботаниками ассоциации оказываются хорошими индикаторами условий среды — реакции почвенного раствора, засоления, уровня влагообеспеченности и т. д. Хильбиг приводит большое количество работ, которые можно рассматривать как агрогеоботаническую фитоиндикацию. Обсуждаются также вопросы синтаксономии. Автор обсуждает принятое Браун-Бланке разделение всех сорно-полевых сообществ на классы Secalinetea. Chenopodietea (первый — яровые и озимые культуры, второй — пропашные). Это разделение, строго говоря, граничит с абсурдом, так как основную диагностическую роль играют многолетние сорные виды, а яровые, озимые и пропашные культуры сплошь и рядом сменяют друг друга в севообороте. В качестве полумеры Хильбиг предлагает объединить оба класса в один — Secalinetea, внутри которого выделить порядок Chenopodietalia. Думается, что это решение является паллиативом. Экологические ассоциации должны быть «сквозными», проходящими через все культуры и отражающими только экотопический комплекс условий среды (в первую очередь эдафические факторы).

4. Экология пашенных сорняков. Изучение условий произрастания сорных видов — одно из основных направлений работы геоботаников ГДР, которые в этом вопросе испытали сильное влияние Г. Элленберга.

5. Картирование сорно-полевых сообществ. В этом разделе Хильбиг вновь обращается к литературе, содержащей результаты изучения пространственных закономерностей, но теперь уже на уровне сочетаний видов. Агроассоциации рассмотрены как индикаторы условий среды. Как сообщает автор, в печати находится карта сорно-полевых сообществ ГДР.

6. **Формы роста, жизненные формы и закономерности развития сорно-полевых растений.** Раздел является обзором биоморфологических исследований (быть может, так его и следовало назвать). Биоморфологические исследования в ГДР развиты в меньшей степени, чем ареалогия или фитоценология, поэтому Хильбиг считает их самой актуальной задачей, которая должна быть решена в ближайшее время. Теории и сельскохозяйственной практике в ГДР нужен атлас сорных видов, где каждый вид будет показан в разных возрастных состояниях.

Состояние и перспективы развития агрогеоботаники в ГДР в целом производят отрадное впечатление, однако можно пожелать ее ученым широкого применения методов математической статистики. Выделяемые ими социологические группы нуждаются в количественной проверке так же, как и постулируемые ими закономерности агрогеоботанической индикации. Из обзора не вполне ясно, в каком состоянии эти исследования находятся в настоящее время и насколько широко немецкие коллеги собираются использовать количественный аппарат в будущем.

Ценность рецензируемого обзора еще более повышается благодаря наличию солидного списка литературы (около 250 наименований), который делает статью Хильбига хорошим путеводителем по публикациям агрогеоботаников ГДР.

Р. Г. Минибаев, Б. М. Миркин, З. М. Назирова, Ф. М. Ханов.

Башкирский государственный университет, Башкирский филиал АН СССР и Башкирский Государственный педагогический институт, Уфа.

Получено 19 VII 1976.

УДК 019.941 : (075) [582.232+582.232+582.26+582.28]

K. Esser. Kryptogamen: Blaualgen, Algen, Pilze, Flechten. Praktikum und Lehrbuch. Berlin, Springer, 1976, S. 1—XVI, 1—573, 304 Abb., 5 Tab. DM. 58. (**К. Эссер.** Тайнобрачные: синезеленые водоросли, водоросли, грибы, лишайники. Практикум и учебник)

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW)

Профессор Рурского университета в Бохуме Карл Эссер, известный прежде всего своими исследованиями в области генетики грибов, написал практическое руководство по курсу низших растений, отражающее современные тенденции преподавания ботаники в высшей школе. Если ранее большой практикум для студентов университетов ограничивался почти исключительно изучением морфологии и анатомии водорослей, грибов и лишайников, то теперь к нему предъявляются другие, более сложные требования. Низшие растения все больше становятся объектами физиологических и генетических исследований, и будущие ботаники должны изучать особенности размножения и развития различных систематических групп, входящих в эти отделы растительного царства.

Поэтому в первой (теоретической) части книги (с. 1—14) дан краткий обзор многообразия типов вегетативного и полового размножения низших растений и их генетической обусловленности.

Вторая (технико-методическая) часть (с. 15—53) содержит общие методические указания по сбору низших растений, их культивированию в лабораторных условиях и изготовлению препаратов.

Третья (практическая) часть (с. 54—536) построена в соответствии с программой университетского курса, т. е. в систематическом порядке.

Автор поставил задачу выбрать в качестве примеров такие роды и виды, изучение которых позволило бы составить представление о большой систематической группе в целом.

Все разделы, посвященные отделам и классам, начинаются с «Общего введения», делящегося на три главки: 1) признаки, 2) размножение, 3) классификация. За «Введением» следуют собственно методические указания. Их характер, естественно, зависит от конкретных особенностей каждого рассматриваемого таксона, но во всех случаях особое внимание уделяется системам размножения. Текст богато иллюстрирован, однако большинство рисунков находится у автора в виде цветных слайдов, которые могут быть получены желающими.

В Приложении помещен список адресов тех учреждений, у которых можно приобрести живой материал, и фирм, поставляющих различного рода препараты. Кроме того, дан список 34 учебных кинофильмов, посвященных низшим растениям. Все эти фильмы могут быть получены в Институте научного фильма в Гёттингене. Такой список представляет большой интерес; он свидетельствует о том, что в этом отношении нам, к сожалению, предстоит еще сделать очень многое.

Интересен также краткий список литературы, опубликованный в книге (с. 543—552) и включающий основные теоретические и методические руководства по низшим растениям. Особо следует отметить включение в список микологических работ, публикуемых в нескольких органах оперативной информации о текущих исследованиях, предназначенных для узкого круга специалистов (в изданиях типа «Newsletters»). Это «Aspergillus Newsletter», «Neurospora Newsletter», «Incompatibility Newsletter», «Notes on Fungal Incompatibility».

Завершается книга двумя указателями: названий растений (с. 553—560) и предметным (с. 561—572).

Книга К. Эссера, почти весь материал которой был разработан и проверен на кафедре ботаники Рурского университета, безусловно, заинтересует советских преподавателей высшей школы. Подобное руководство, написанное советскими исследователями в соответствии с современным состоянием мировой науки, способствовало бы значительному повышению уровня преподавания ботаники в наших университетах.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 XI 1976.

УДК 019.941 : 002.01 : 582.264 (47+57)

В. М. Андреева. Род *Chlorella.* Морфология, систематика, принципы классификации. Л., «Наука», 1975, 110 с., 2 табл., 23 рис.

P. A. OBOUCH. *V. M. ANDREEVA.* GENUS *CHLORELLA.* MORPHOLOGY, SYSTEMATICS PRINCIPLES OF CLASSIFICATION. 1975

Трудно назвать какой-либо растительный организм, который мог бы сравниваться с хлореллой по тому интересу, который к ней проявляют специалисты по различным отраслям естествознания, и по количеству посвященных ей научных публикаций. Эта водоросль является объектом физических, химических, математических, экономических, экологических, биохимических, биофизических, космических, генетических и других исследований. Такой колоссальный размах научных работ, связанных с хлореллой, обусловлен тем, что она является удобной моделью для наблюдений за процессами, протекающими в фототрофных растениях, а также ее неприхотливостью в лабораторных условиях и почти повсеместной встречаемостью. Хлорелла испытывается и в качестве объекта для промышленного культивирования, и как компонент замкнутых экологических систем.

Несмотря на это, систематика рода *Chlorella* слабо разработана, запутанна и практически неприемлема. В последние годы получило распространение мнение, что морфологические критерии недостаточны для систематики этого рода. В новейших исследованиях особые надежды возлагаются на физиолого-биохимические показатели.

Из сказанного видно, какая ответственность ложится на автора, взявшегося за исключительно трудное дело: доказать приемлемость морфологических критериев для систематики автоспоровых хлорококковых водорослей и привести в норму систематику рода *Chlorella*. Эта работа и выполнена автором рецензируемой монографии.

В. М. Андреева исследовала 143 штамма водорослей рода *Chlorella*, выделенных из разных районов СССР, а также из коллекции Биологического научно-исследовательского института Ленинградского университета.

Критический анализ литературы, проведенный автором с большим искусством, позволил выделить морфологические критерии, важные для разграничения видов хлореллы, которые тщательно исследовались в условиях культуры: форма и размеры клеток, клеточная оболочка, хлоропласт, вакуоли, пиреноид и запасные продукты, ядро, размножение. Полученные данные в отношении 11 видов являются наиболее полными по сравнению с другими исследованиями.

Можно утверждать, что в данной работе получила убедительное подтверждение плодотворность морфологического направления в систематике хлорококковых, которое, как отмечает автор, следует считать основным в обозримом будущем. Андреева справедливо отмечает неоправданность скептического отношения ряда специалистов к морфологическим критериям в таксономии. «Простота строения водорослей не исключает необходимости подробного изучения и тщательного учета того небольшого ассортимента морфологических признаков, которыми они располагают. Между тем описания видов, предложенные Авиловым (1966) и Зедером (Soeder, 1963), предельно кратки и схематичны. . . .Отсюда становится понятным, что морфологических признаков в этих случаях мало прежде всего потому, что им уделялось слишком мало внимания» (с. 15). Следует также отметить, что, несмотря на их изменчивость, морфологические признаки, как и физиолого-биохимические, надо учитывать не по какому-либо их конкретному проявлению, а во всей амплитуде их изменчивости. Одно из важнейших достоинств рассматриваемой работы именно то, что в ней в полном объеме ставится вопрос о применимости морфологических критериев в систематике, о необходимости детального анализа морфологических признаков для разграничения даже таких трудноразличимых таксонов, как виды *Chlorella*. Работа В. М. Андреевой может служить образцом монографической обработки родов хлорококковых водорослей.

В книге дан критический анализ диагностических признаков и объема рода *Chlorella*, приведена синонимика для рода и видов. Составлен ключ для определения 11 видов. Представляет ценность перечень 31 вида *Chlorella* с авторскими диагнозами (но описанных недостаточно полно), а также 13 видов, подлежащих исключению из этого рода. В книге содержатся 22 таблицы оригинальных высококачественных рисунков, на которых отражены морфологические особенности видов на всех стадиях их жизненного цикла, в том числе ряд важных для диагностики деталей (хлоропласт, пиреноид, вакуоли, ядро, остатки оболочки после освобождения автоспор и пр.).

Монография выполнена в духе лучших традиций морфологической систематики, она вносит много нового в трактовку объема рода *Chlorella*. Эта книга безусловно окажется полезной для альгологов, гидробиологов, микробиологов, а также всех тех, кто занимается проблемами культивирования водорослей или использует хлореллу в исследованиях в качестве модельного объекта.

П. А. Обух.

Кишиневский государственный университет.

Получено 29 XII 1975.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 58 : 910.4 (063) (474.5+474.3+474.2)

XIII ЭКСПЕДИЦИЯ-КОНФЕРЕНЦИЯ ПРИБАЛТИЙСКИХ БОТАНИКОВ (Литва, 22—29 VI 1976)

A. A. LEKAVIČIUS, A. M. SEMENOVA-TJAN-SHANSKAYA.
EXPEDITION-CONFERENCE OF PRIBALTIC BOTANISTS. LITHUANIA, 22—29 VI 1976

Градиционная, в послевоенные годы уже тринадцатая экспедиция-конференция алтийских ботаников проходила 22—29 июня 1976 г. в дельтовой части низовья Нямунас (Неман) и в самой красивой местности Литвы — на косе Куршю-Нярия шская коса). Организаторами являлись Литовское ботаническое общество, Инсти-ботаники и Ботанический сад Академии наук Литовской ССР, а также ботаники-твенного факультета Вильнюсского университета, Литовской сельскохозяйствен-академии, Научно-исследовательского института лесного хозяйства и Комитета хране природы при Совете Министров Литовской ССР.

В работе экспедиции приняло участие 62 человека из 18 научных учреждений и их учебных заведений Литвы, Латвии, Эстонии, Ленинграда, Минска, Киева, ва и Владивостока. За 7 дней было заслушано 28 докладов и сообщений.

Экспедиция была посвящена актуальным вопросам фитогеографических, флори-ских и таксономических исследований приморской растительности, а также ее не. Проходила она двумя этапами. Первый этап (22—24 июня) был посвящен ра-льности низовья Нямунаса и охраняемым участкам его дельтовой части. А второй 29 июня) — природе и растительности Куршю-Нярия; в этом районе проблема пления подвижных песков тесно связана с задачей сохранения и преобразования бытного ландшафта, а охрана компонентов растительности (редких и охраняемых в и сообществ, растительных ресурсов) усложнена все увеличивающимся «нати-» отдыхающих и необходимостью регулирования их числа.

Маршрут экспедиции от Каунаса до Куршского залива пролегал по правому бе-и долине Нямунаса с ее живописными склонами, на которых произрастают мно-теплолюбивые охраняемые виды растений республики. Участники экспедиции более подробно знакомились с фитоценозами, в которых встречаются или преоб-от лугово-степные виды: *Stachys recta* и *Salvia pratensis*.

Первая остановка была в селении Пагегяй (Шилутский р-н), неподалеку от ланд-ного заказника «Рамбинас», примечательного не только высокими живописными ами долины Нямунаса, но и богатой лесной флорой, в которой много интродуци-нных древесных пород и кустарников. Ознакомлению с флорой и растительностью ника был посвящен первый день работы (23 июня). З. Венцкус (бывший лесничий чества «Рамбинас», в настоящее время научный сотрудник Института ботаники ЛитССР), руководивший экспедицией в этот день, ознакомил участников с терри-ей и историей заказника. Были осмотрены основные типы лесов и их экотопы и шан доклад С. Каразии «Об особенностях типов леса и их местообитаниях на За-Литвы». Участники экспедиции ознакомились с местопроизрастаниями некоторых их и натурализованных видов растений заказника. Среди последних особое вни-привлекли заросли *Pseudotsuga menziessii*, *Fagus sylvatica*, а также *Quercus rubra* er *pseudoplatanus*.

А. Лекавичюс (в совместном докладе с Р. Янкявичене) дал общую характеристику высших растений, а А. Тучене охарактеризовала основные сообщества заливных низовья Нямунас.

Вечером того же дня участники экспедиции знакомились со старыми традициями и ями литовского народа, связанными с празднованием самой короткой ночи на горе инас.

Второй день экспедиции был посвящен растительности восточного побережья ского залива. Руководителем в этот день был начальник Отдела охраны ландшафта тета по охране природы при Совете Министров Литовской ССР К. Балявичюс. ссказал о размещении природных заказников в этой части республики, их орга-ии и задачах, а также о больших работах по мелиорации дельтовой поймы, соору-и польдеров и превращении заболоченных крупноосоковых сообществ в культур-уга. Более детально были осмотрены верховое болото Швентеле и орнитологи-я станция «Вянтес рагас». Э. Пурвинас очень интересно рассказал о раститель-

ности болота с грядовово-мочажинными и озерными комлексами и зарослями *Myrica gale*. Он обратил внимание на естественное расселение по западной окраине болота горной сосны *Pinus mugo*. Семена ее залетели на болото через Куршский залив с косы Куршю-Нярия, где эта сосна с середины прошлого века используется для закрепления дюн. На орнитологической станции «Вянтес рагас», расположенной на берегу Куршского залива, ведутся наблюдения над весенними и осенними перелетами птиц, производится их кольцевание. Для ботаников интересными оказались посадки кустарников (шиповника, боярышника и др.) в окрестностях станции для подкормки птиц во время осенних перелетов.

Последние дни (25—29 июня) экспедиция работала на территории Куршю-Нярия, литовская часть которой с 1960 г. является ландшафтным заказником «Неринга» с ограниченным режимом посещения туристами и отдыхающими. Принятые природно-охранительные меры обусловлены чрезвычайно своеобразными, неповторимыми особенностями ландшафтов косы, являющейся наиболее крупной береговой аккумулятивной формой рельефа на побережье Балтийского моря. Общая длина ее 98 км, ширина — от 400 м до 3.8 км. Клайпедский пролив отделяет ее от материка, а коса ограждает Куршский залив (Куршю марес) от открытого моря. Таким образом, западный берег ее омывается морскими волнами открытой Балтики, а восточный — водами залива. На косе выделяется несколько типов ландшафтов: морской пляж с авандюнами; дефляционная равнина — пальве, поросшая лесом; полоса развеваемых остатков дюн; гряда высоких движущихся и закрепленных дюн и, наконец, береговая зона залива. Дюны косы являются самыми высокими приморскими дюнами в Европе (до 65 м абслютной высоты). Вся история и жизнь населения косы связана с постоянно движущимися песками. В прошлом, примерно с XV в., усиливавшаяся хозяйственная деятельность человека (вырубка лесов, лесные пожары, пастьба скота и т. д.) привела к тому, что к началу XIX в. коса превратилась в песчаную пустыню. От прежних лесов сохранились жалкие остатки; наступавшие с моря дюны засыпали рыбацкие поселки, часть которых люди перемещали с места на место, спасаясь от песчаной лавины, а часть была погребена под песком навеки. На месте древних дюн в начале прошлого столетия образовалась мощная гряда высоких дюн, простирающихся вдоль берега залива примерно на 80 км. Опасность для жителей косы от постоянно движущихся песков возрастала, и естественно, что люди искали способов борьбы с ними. С середины XIX в. начались энергичные работы по закреплению и облесению подвижных песков и дюн.

В настоящее время большая часть дюнной гряды облесена соснами *Pinus mugo* и *P. sylvestris*. На некоторых участках гряды (южнее поселка Юодкранте) дюны продолжают двигаться со скоростью 2—4 м в год, в других местах они остановлены. В зависимости от состояния растительного покрова различаются белые, движущиеся дюны; серые дюны, зарастающие травянистой растительностью и кустарниками; черные, остановившиеся дюны, покрытые лесом (в основном из *Pinus mugo*). Все они очень разнообразны и живописны. Таким образом, современный облик ландшафтов Куршю-Нярия — это творение рук человека, который вел ожесточенную борьбу с ветром и песками на протяжении почти двух столетий. По сути дела это антропогенный, культурный ландшафт, в котором только небольшие участки странствующих дюн напоминают об опустошающей стихии песка. Но этот ландшафт очень нестоек против всякого вмешательства человека. Сплошная вырубка леса, пожар, рекреационная перегрузка, неосторожная езда на машинах (без дорог) и т. д., — все это может «разбудить» остановившиеся пески, которые под влиянием ветра и человека снова придут в движение. Поэтому естественно, что Куршю-Нярия была объявлена ландшафтным заказником с ограниченным и строго регламентированным посещением людьми.

Заказник и город Неринга включают несколько небольших населенных пунктов и 9152 га лесов Нерингского лесхоза. Неринга — это город-лес природоохранного типа, в котором всякая, в том числе и рекреационная деятельность подчинена главной цели — сохранению природы, ландшафта и этнографического наследия этого необычно живописного и интересного уголка советской Прибалтики.

Все эти сведения участники экспедиции узнали из доклада К. Эрингиса и сообщений других литовских коллег, в которых основное внимание уделялось флоре и растительности косы, а также вопросам ее охраны.

Почти все доклады, прочитанные на конференции, можно разделить на 3 категории: 1) фитогеография, флористика и систематика; 2) динамика приморской растительности и флоры; 3) охрана ботанических объектов.

Доклады первой группы: Э. Пурвинас «*Erica tetralix* и ее распространение»; Н. А. Миняев «К истории видов *Anthyllis* морских побережий Восточной Прибалтики» (соавторы З. П. Эглите и З. В. Клочкова); Л. Табака «Некоторые количественные и качественные показатели видового состава приморской низменности»; Ю. Страздайте-Балявичене «Фитогеографическая характеристика заказника Гируляй»; Д. Смалюкас «Ивы и их распространение на косе Куршю-Нярия» (соавтор Н. Лапинскене); Н. Лапинскене «Подземная часть более распространенных видов растений косы Куршю-Нярия»; Р. Банджюлене «Распределение растительных сообществ на поперечном профиле Куршю-Нярия»; к этой группе относятся также следующие доклады: О. Н. Дубовик «Опыт изучения житняков Украины и прилегающих территорий»; Н. В. Козловская «Эколого-географические особенности балтийских видов на пределах их распространения в Полесье»; С. М. Стойко «Закономерности высотной поясности растительного покрова Украинских Карпат и главнейшие его формации и субформации»; М. Н. Голубец «К вопросу о классификации растительности».

Ко второй группе можно отнести доклады: В. Раманаускас «Исторический обзор развития древесной растительности Куршю-Нярия»; Ч. Поцене «Роль водорослей в почвообразовательных процессах на дюнах»; К. Эрингис «Динамика численности *Eryngium maritimum* на авандюне в приморской полосе Куршю-Нярия»; А. Р. Будрюнас «О влиянии отдыхающих на растительный покров лесопарковой зоны курорта Паланга»; Р. Пакальнис «Динамика кустарничкового покрова в зависимости от рекреационного давления в сосновых лесах Куршю-Нярии»; Э. Репшас «Некоторые экологические факторы, определяющие рост сосны на песках»; И. Дагис «Кислотность почвы в фитоценозах Куршю-Нярии».

Третью группу составляли доклады: К. Балявичюс «Система охраны природы в низовье реки Нямунас и в Куршю-Нярия»; Д. Смалюкас и Н. Лапинскене «Ивы и их роль в закреплении песков на Куршю-Нярии», А. М. Семенова-Тян-Шанская «Заказники Ленинградской области».

Кроме того, Р. Банджюлене (в соавторстве с М. П. Наткевичайте-Иванаускене) сделала доклад «Синэкологическое распределение растительности приморских песков в пределах Литвы», а К. Эрингис (в соавторстве с Р. Пакальнисом) — «Пространственное распределение *Gypsophila paniculata* в очаге массового распространения в приморской полосе Куршю-Нярия».

Все сообщения, сделанные на лоне природы, вызвали большой интерес и оживленный обмен мнениями. Этому способствовало и то, что к началу конференции были изданы тезисы докладов, снабженные картой маршрутов.

По сложившейся традиции по вечерам демонстрировались диапозитивы (интересные виды растений, живописные сообщества и ландшафты, портреты ботаников) и три короткометражных документальных фильма о предыдущих экспедициях-конференциях прибалтийских ботаников, а также о летней практике студентов-биологов Латвийского университета; фильмы были созданы и показаны Г. Г. Абеле.

На заключительном заседании было отмечено усиление сотрудничества между ботаниками советской Прибалтики и высказаны пожелания о подготовке совместных научных трудов и изданий. Коллеги из других республик и городов тепло поблагодарили литовских ботаников за гостеприимство и хорошо организованную экспедицию в такой своеобразный, интересный район, как Куршю-Нярия. Ландшафты ее белых, серых и черных дюн, омываемые волнами Балтийского моря и залива, надолго останутся в памяти участников экспедиции.

Следующая XIV экспедиция-конференция прибалтийских ботаников состоится в Эстонии в 1978 г. и будет посвящена ознакомлению с природным парком Ляхемаа.

ЛИТЕРАТУРА

Фитогеографическая, флористическая и геоботаническая характеристика приморской растительности (Материалы XIII конференции-экспедиции ботаников по долине низовья р. Нямунас и косе Куршю-Нярия, 22—29 июня 1976 г.)- Инст. бот. АН Лит. ССР, Вильнюс, 1976.

А. А. Лекавичюс,
А. М. Семенова-Тян-Шанская

Институт ботаники Академии наук
Литовской ССР,
Вильнюс
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 XI 1976.

Vol. LXII August, 1977. № 8

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 50 к.

Индекс
70056